JUNTA PARA AMPLIACIÓN DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

TRABAJOS DEL MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES

SERIE ZOOLÓGICA, NÚM. 28.

INVESTIGACIONES SOBRE LA ESTRUCTURA DE LOS TUBOS NERVIOSOS DE LOS PECES

POR

MANUEL SÁNCHEZ Y SÁNCHEZ

(CON 30 FIGURAS EN EL TEXTO)

(Publicado el 10 de marzo de 1917)

MADRID

1917

Madrid.—Imp. Clásica Española. Cardenal Cisneros, 10.—Teléf. 4430

INTRODUCCIÓN

El presente trabajo que constituye un ensayo de investigación biológica, susceptible de ser ampliado y perfeccionado en sus detalles, tiene como único fin contribuir, en la escasa medida en que nosotros podemos hacerlo, al conocimiento de los tubos nerviosos.

Los tubos nerviosos o fibras con mielina, resultan de la simbiosis de dos elementos celulares: de una prolongación de una célula nerviosa, el cilindro eje, y de una célula conjuntiva que se acopla a aquél al modo de las cuentas de un collar. Esta célula conjuntiva da lugar posteriormente a otras formaciones, tales como la mielina, que constituye un forro grasoso en torno del axon; por eso estas fibras han recibido el nombre de medulares; pertenecen a los cilindros ejes de células motrices de la médula o encéfalo y residen en los nervios o pares céfalo-raquídeos.

Mis investigaciones han recaído exclusivamente sobre tubos nerviosos, es decir, sobre fibras medulares; las diferentes concepciones, en contradicción muy a menudo unas con otras, como consecuencia de la aplicación de métodos muy variados, y el gran interés que tiene la resolución de los problemas relacionados con la fina textura de los tubos nerviosos, fueron las razones que nos movieron, aparte de los consejos dados por nuestro maestro el doctor Cajal, a comenzar estos estudios.

Por otra parte, el hecho de no haberse aplicado todavía algu-

nos métodos creados por sabios histólogos españoles, al estudio de los tubos nerviosos de los peces, me movieron a elegir aquéllos como objeto de mis investigaciones.

El éxito indiscutible que hemos alcanzado en nuestros estudios se debe principalmente a dos cosas: al gran tamaño que poseen los tubos de algunos nervios de los peces—como los dependientes del vago, según observó muy bien Nemiloff—, y al dominio que hemos adquirido de algunos métodos técnicos, como el urano-formol, de Cajal, y el tanino y plata amoniacal, de Achúcarro.

Nuestras observaciones, unas versan sobre el tubo nervioso propiamente dicho (envoltura de Schwann y estrangulaciones), y otras sobre la célula conjuntiva, de la cual hemos realizado un estudio sumamente detallado. Como producción de la célula de Schwann conviene considerar la mielina o forro grasoso: en ella señalamos algunos detalles de interés.

En la envoltura de Schwann indicamos una red parecida a la descrita en las fibras nerviosas de los mamíferos.

Creemos haber resuelto de una vez el arduo problema de la constitución íntima de las estrangulaciones de Ranvier, en las que se ve perfectamente cómo la membrana de Schwann se continúa por ellas, y cómo el célebre disco de soldadura no existe. Sin embargo, la independencia de los segmentos tubulares queda perfectamente establecida gracias a la presencia en las estrangulaciones, de unas cámaras especiales que nosotros hemos descubierto con el método de Achúcarro. Por otra parte, la célula de Schwann se interrumpe en las proximidades de la estrangulación de Ranvier, en donde termina en fondo de dedo de guante, según han demostrado Cajal en los tubos nerviosos de los mamíferos, y Nemiloff en los de los peces, ayudados de métodos diferentes.

Los más importantes detalles de nuestro trabajo han sido observados en la célula conjuntiva; en ella señalamos, con todo detenimiento, la existencia de un aparato de sostén o armazón

protoplásmico; estudiamos detenidamente el condrioma y aparato de Golgi, dando también algunos detalles morfológicos de la célula tubular, los cuales hemos podido observar gracias a una modificación hecha en el método de Cajal al uranoformol.

En la mielina hemos confirmado la red de neuroqueratina y las cisuras de Lantermann, todo con el método de Achúcarro; hemos visto que el forro grasoso se interrumpe al llegar a las estrangulaciones, gracias a las cámaras plasmáticas a que antes aludíamos y a la materia argentófila contenida en aquéllas.

También estudiamos detenidamente los aparatos infundibulares, haciendo resaltar su gran complicación, así como ciertos cambios en ellos observados.

Otros detalles de nuestro trabajo se refieren a las relaciones que los distintos elementos de los tubos nerviosos guardan entre sí. No podemos admitir, en modo alguno, las suposiciones de algunos sabios, como Nemiloff por ejemplo, que supone que la red de neuroqueratina sería la continuación de las prolongaciones de las células de Schwann, ni tampoco las ideas de Nageotte sobre el condrioma y sobre lo que dicho histólogo llama protoplasma de la mielina, en continuación con el protoplasma de la célula de Schwann.

Nosotros, que hemos estudiado el condrioma con un procedimiento muy superior al del sabio francés—con el admirable método de Achúcarro—, hemos visto las mitocondrias en donde naturalmente deben hallarse, en la placa protoplásmica y en las prolongaciones de la célula de Schwann, y nunca hemos sorprendidos esas figuras concéntricamente dispuestas en torno del cilindro eje, atravesadas por una serie de radios, como dibuja Nageotte. Sospechamos que tales imágenes no sean otra cosa sino el cemento que separa los prismas mielínicos.

Tampoco nos hemos podido convencer de la existencia de una capa especial situada entre el cilindro-eje y la mielina—la envoltura de Mauthner de los autores—. Para nosotros, la citada

capa no sería otra cosa que la substancia fluida que rodea al cilindro-eje, que con los reactivos se coagula.

Como detalles relacionados con el tejido conjuntivo de los nervios, señalamos la existencia de unas gruesas fibras serpenteantes situadas entre los tubos, muy parecidas a las descritas por el doctor Río Hortega en el tejido conectivo interfibrillar, situado entre las fibro-células del intestino del *Cavia*. Estas fibrillas se hallan, sobre todo, en los nervios raquídeos, lo cual explica, a nuestro modo de ver, la dificultad de disociar estos nervios, pues dichas fibras deben prestarles gran unión, carácter que no se observa en los nervios dependientes del vago, en los cuales la disociación es sencillísima, según vió el histólogo ruso Nemiloff al realizar sus investigaciones con el azul de metileno sobre la célula de Schwann de los tubos nerviosos.

La denominada, por Cajal, túnica conectiva peritubular la hemos sorprendido claramente en los nervios de los peces, tal como el sabio español la ha descrito, en los tubos de los mamíferos, con una variante del nitrato de plata reducido.

Después de mis investigaciones, la conclusión de Nemiloff «die morphologischen Beziehungen in der Nervenfasern anderer Tiere stellen sich offenbar im Vergleich zu dem einfachen Bau der Nervenfasern bei Fischen komplicierter dar», no puede establecerse en modo alguno, puesto que, aparte de haber descrito los detalles señalados en los tubos nerviosos de los mamíferos, damos a conocer otros nuevos que hemos tenido la fortuna de descubrir, los cuales vienen a complicar la estructura de las fibras nerviosas.

Antes de entrar en nuestro estudio, quiero hacer constar mi profundo reconocimiento hacia aquellas personas que nos han ayudado a realizar nuestras investigaciones. En primer lugar debo citar al doctor Cajal, nuestro maestro, que nos ha resuelto algunas dudas ayudándonos a interpretar nuestras preparaciones, así como a nuestros amigos Del Río Hortega y Fañanás. También expreso mi eterno reconocimiento al maestro de todos los zoólo-

gos españoles—que por eso lo es nuestro—doctor D. Ignacio Bolívar, por habernos proporcionado cuantos medios materiales hemos necesitado en nuestras investigaciones.

Seguramente que en nuestro trabajo quedan por resolver algunas cuestiones y problemas, que para otra inteligencia superior a la nuestra hubiesen dejado de serlo; pero esos vacíos pueden dispensarse teniendo en cuenta el número de detalles positivos señalados y lo que cuesta realizar trabajos de la índole del presente, por la complicación de los métodos empleados, los cuales es necesario repetir muchas veces para lograr unas cuantas preparaciones que permitan hacer descripciones y observar detalles desconocidos.

Nuestro trabajo se divide en las partes siguientes:

I. Material y técnica.

II. Tejido conjuntivo de los nervios. Membrana de Schwann y estrangulaciones de Ranvier.

III. Estudio de la célula de Schwann.

IV. Estudio de la mielina.

V. La estructura de los tubos y las doctrinas histológicas.

Al final establecemos unas conclusiones y damos una lista de los trabajos consultados. En el curso del trabajo nos esforzamos en demostrar la analogía tan grande que existe entre las tubos nerviosos de los peces y los de los mamíferos, los cuales se diferencian tan sólo por detalles accesorios; nunca mejor que en esta ocasión se podría hablar de un plan estructural fundamental común a todo un grupo zoológico, al tipo de los vertebrados, por lo que respecta a tubos nerviosos.

PRIMERA PARTE

Material y técnica

Como objetos de investigación me he servido de peces de agua dulce o marina; entre los primeros, el *Ciprinus auratus* y la *Ciprinus carpio* me han dado excelentes resultados, y entre los segundos, el *Labrus lupus* y la *Scorpæna* han sido los preferidos (1). Me he servido especialmente de los nervios que forman la línea lateral—la rama lateral del vago de algunos autores—los cuales, como dice muy bien Nemiloff, presentan grandes ventajas para el estudio, no sólo por el grosor de los tubos, que excede en mucho al de los mamíferos, sino también por ser fácilmente disociables, caracteres ambos de que carecen otros nervios, como los raquídeos, por ejemplo, los cuales son muy difíciles de disociar.

El nervio lateral destinado a los llamados órganos de la línea lateral, existe solamente en los ictiópsidos acuáticos; está representado, como puede apreciarse en la figura 1, por varias ramas que nacen en las proximidades del romboencéfalo.

Se las puede describir, como hacen muchos autores, agrupándolas en ramas preauriculares y postauriculares. Las prime-

---

(1) Los peces marinos me los ha proporcionado la Estación de Biología Marítima de Santander, por lo cual expreso mi gratitud al doctor Rioja, director de dicho Centro.

ras mantienen íntimas relaciones con el facial; por eso han sido descritas como ramas del mismo; son en número de tres: *a)* la rama oftálmica superficial que en algunos peces se une al ramo oftálmico profundo del trigémino e inerva los órganos de la

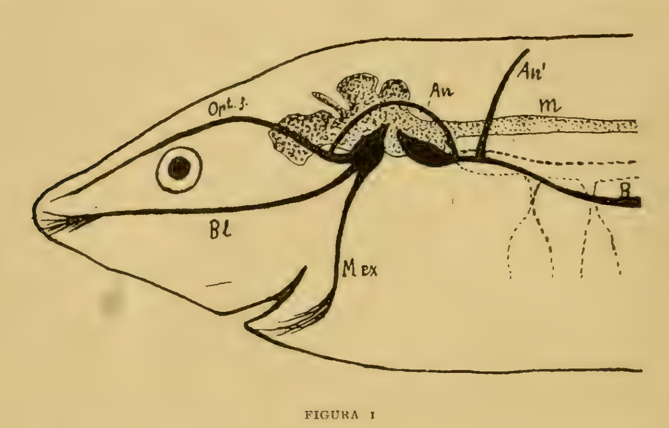


FIGURA I

Representación esquemática de los distintos nervios de la línea lateral de un pez; *Opt., s., Bl, M. ex.* ramas preauriculares; B, rama postauricular; m, médula. En parte según *Vialleton*.

línea lateral situados sobre la órbita (*Opt. s.* fig. 1); *b)* el ramo bucal más o menos vecino del ramo maxilar del trigémino *(Bl.)*; *c)* la rama mandibular externa que, como su nombre indica, inerva los órganos laterales situados en la mandíbula (*M. ex.*) Estas tres ramas del nervio lateral están a menudo confundidas con el trigémino del cual no pueden separarse por disección. La parte postauricular del nervio lateral está representada por un grueso ramo, provisto de un ganglio y que se acopla al vago en su origen durante cierto trayecto, y luego se separa para formar un largo nervio B—a menudo llamado rama lateral del vago—el cual recorre todo el cuerpo del pez hasta terminar cerca de la cola, en donde disminuye de grosor extraordinariamente.

Este nervio, por su posición, es sumamente fácil de disecar; para realizar dicha operación no hay más que dar un

corte—después de separar las escamas—hacia la abertura de la primera branquia y en su parte superior; así llega a descubrirse un grueso nervio longitudinal, el cual se va aislando poco a poco, ayudado de unas finas tijeras, hasta la cola en donde termina en tenue filamento. En algunos casos puede aislarse mucho más cómodamente siguiendo este procedimiento: se da un corte como en el caso anterior hasta descubrirle, y se le secciona con el bisturí; después se agarra con unas pinzas finas y se tira de él suavemente; procediendo con cuidado se suelen obtener, en muchos casos, nervios de la línea lateral completos hasta la cola.

Los tubos que integran este nervio son de muy distinto tamaño, pero se encuentran muchos que pasan de 30 μ, los cuales constituyen un material precioso para estudiar los finos detalles citológicos.

Como comprobación me he servido también de los nervios raquídeos; en éstos es mucho más difícil obtener buenas preparaciones, sobre todo con el método del urano de Cajal, debido, sin duda, a la gran trabazón conjuntiva que poseen, lo cual dificulta extraordinariamente la penetración de los reactivos. Sin embargo, pueden obtenerse buenas preparaciones si se tiene la precaución de fraccionar dichos nervios con las agujas en pequeños trozos: así se rompe el perineuro y penetran los reactivos en el seno de los tubos nerviosos.

Si las impregnaciones se hacen en cortes—método de Achúcarro—no hay necesidad de practicar aquella manipulación. Los tubos de estos nervios, como ya observó muy bien Nemiloff, tienen mucho menor tamaño que los que integran el complejo del vago.

Para darnos cuenta de la morfología de los tubos nerviosos hemos empleado diversos métodos. Para el estudio de la mielina, núcleos y envoltura de Schwann, es muy conveniente obtener imágenes siguiendo el clásico método, al ácido ósmico, de Schülze. Para ello, nervios de pequeño tamaño—porción terminal de la línea lateral—previamente fijados en alcohol absoluto, para que la mielina no se altere, se someten durante doce horas o más a

una solución diluída de ácido ósmico al uno por ciento; se lavan en agua destilada, se disocian y montan.

Procediendo de manera tan sencilla, podemos observar, en primer término, la gran consistencia de la envoltura de Schwann, luego el espesor de la vaina mielínica, la forma de los núcleos de las células tubulares, y finalmente, detalles de las estrangulaciones de Ranvier. También pueden estudiarse cómodamente los glóbulos de mielina—formas mielínicas de los autores—que se observan a la menor alteración ocasionada como consecuencia de una mala fijación. Un detalle muy interesante que se deduce del empleo del ácido ósmico, es la diversa composición química de los tubos pertenecientes a distintas categorías de nervios; así, mientras los tubos de la línea lateral se impregnan enérgicamente en negro, como los de los mamíferos, los raquídeos pueden permanecer durante días enteros en dicho reactivo sin experimentar la menor alteración de color, lo cual no tiene otra explicación sino el quimismo especial a ellos característico.

Método de Achúcarro. Tuvo Achúcarro una idea genial a someter cortes previamente fijados en formol, en solución de tanino, y tratarlos después por la plata amoníacal, reduciéndolos ulteriormente en el fijador, porque dicho método ha sido una de las más brillantes conquistas de la técnica moderna.

Bastaría, para demostrarlo, tener en cuenta el gran número de descubrimientos realizados en estos últimos años, lo mismo en el terreno de la Histología normal que patologica, y el gran número de modificaciones en él introducidas.

Una de las más fundamentales ha sido la dada a conocer recientemente por el doctor Río Hortega, discípulo de Cajal, mediante la cual se pueden estudiar, como con ningún otro método, los centrosomas, amén de gran número de detalles citológicos dados a conocer por dicho histólogo en sus múltiples publicaciones.

A nosotros, en el estudio de los nervios de los peces, el procedimiento del tanino y plata amoníacal, nos ha dado resultados

tan brillantes, que ni siquiera podíamos sospechar; dicho método le hemos practicado del modo siguiente:

Fijación. Nervios de la línea lateral o raquídeos se introducen en una solución de formol al 15 o 20 por 100, en donde permanecerán por espacio de veinticuatro a cuarenta y ocho horas.

Lavado. Nosotros practicamos esta operación, durante un rato, al chorro de una fuente: para tal fin se introducen los nervios en un frasco sobre cuya boca se coloca un embudo, cuyo orificio de entrada debe estar cubierto con una tela para impedir que las piezas sean arrastradas por la corriente.

Cortes. Una vez realizado el lavado anterior, se procede a obtener secciones de 10 μ de grosor, con el microtomo de congelación. Los cortes, a medida que se van obteniendo, se reciben en un cristalizador con agua.

Mordiente. Los cortes de 10 μ se colocan posteriormente en un cristalizador de vidrio que contenga una solución de tanino al 10 por 100, el cual se coloca sobre un soporte provisto de su tela metálica correspondiente y se calienta el todo con una lámpara de alcohol o mechero de gas ordinario. Cuando los cortes empiezan a ponerse rígidos—lo cual puede observarse perfectamente por transparencia—se suspende la acción del foco calorífico. Si se trata de obtener el tejido conjuntivo, será muy conveniente añadir alcohol al baño del mordiente.

Lavado. Se sacan los cortes con una aguja de cristal, y uno a uno se lavan sucesivamente en un pocillo de agua destilada, al que se hayan añadido unas gotas de amoníaco. Con este lavado los cortes adquieren su flexibilidad primitiva y a la vez pierden el exceso de mordiente.

Impregnación. Se lleva a cabo en una solución de plata amoníacal—que conviene tener preparada de antemano en gran cantidad (1) en un frasco de color—muy diluída, y se echan tres o

(1) Esta solución es idéntica a la empleada por Bielschowsky en su método de impregnación, y se obtiene mezclando cuatro o cinco centíme-

cuatro gotas de la solución madre en diez centímetros cúbicos de agua destilada. Los cortes, que deben manejarse uno a uno con una aguja de vidrio, al moverlos en esta solución de plata toman rápidamente color moreno rojizo.

En vez de una simple nitratación, convendrá en muchos casos pasar los cortes por dos o tres pocillos de plata amoníacal; dichos pocillos conviene colocarlos sobre un fondo blanco, de papel, por ejemplo.

Lavado. Los cortes, bien se hayan sometido a una simple nitratación, o a la doble o triple, conviene lavarlos rápidamente, por espacios de algunos segundos, en un cristalizador que contenga agua destilada.

Reductor. Después del lavado anterior, manejando siempre los cortes con la aguja de cristal, se llevan al reductor que es una solución de formol al 20 por 100 en donde permanecerán por espacio de 10 a 15 minutos. Conviene también preparar un frasco con agua destilada y dos o tres gotas de formol, en el cual se verifica la reducción de los cortes muy enérgicamente impregnados.

Es conveniente, en todo caso, según se van depositando los cortes, observarlos al microscopio con el fin de desechar aquellos en los cuales la reacción no ha llegado a feliz término.

Después de realizada esta selección al microscopio, los cortes aceptables se lavan, deshidratan y montan en bálsamo.

Este método nos ha dado excelentes resultados en el estudio de los tubos nerviosos de los peces; con él se obtienen imágenes irreprochables de las estrangulaciones de Ranvier, de las mitocondrias de la célula de Schwann—tanto de las situadas en la placa protoplásmica como en las prolongaciones—y de las

---

tros cúbicos de nitrato de plata al 10 por 100 con unas gotas de solución de sosa al 40 por 100, añadiendo la cantidad mínima de amoníaco para disolver el precipitado. Dicha mezcla puede hacerse muy cómodamente en un tubo de ensayo de capacidad adecuada.

fibras conjuntivas intertubulares. Cuando aparece muy bien impregnado el condrioma, empieza a esbozarse el contorno de la célula de Schwann.

Observación. La aguja de cristal con que se trasladan los cortes de un pocillo a otro conviene lavarla muy bien al final de cada manipulación: con tal fin se coloca un gran cristalizador de vidrio, conteniendo agua destilada, a continuación del último pocillo de reactivos.

Método de Cajal al urano-formol. Este método, que tantos descubrimientos ha proporcionado recientemente en manos de Cajal, de sus discípulos y de algunos sabios extranjeros, le hemos practicado tal como le aprendimos de su autor, que es del modo siguiente:

Fijación. Nervios de la línea lateral cuyo grosor no pase de tres milímetros, o raquídeos de igual tamaño, bien limpios, se introducen en la solución fijadora de Cajal formada de

Nitrato de urano.................	1 gr.
Formol.........................	15 c. c.
Agua...........................	100 c.

En este baño tenemos las piezas por espacio de ocho, doce, veinticuatro o cuarenta y ocho horas, según los detalles que pretendamos obtener. Si los nervios proceden de la línea lateral pueden echarse enteros sin ejecutar en ellos operación alguna, mas, si proceden del raquis, es de todo punto indispensable fraccionarlos con las agujas en pequeños trozos, pues con dicha operación se rompe el neurilema y los reactivos penetran fácilmente en su interior.

Será muy conveniente también, como recomienda Cajal, emplear formol exento de ácido libre; para ello, al formaldehido al 40 por 100 se añade gran cantidad de creta pulverizada.

La introducción de alcohol en el fijador a nosotros no nos ha dado buenos resultados.

Lavado. Debe ser rapidísimo, unos segundos; es una opera-

ción de gran cuidado, pues de ella depende en gran parte el éxito de la reacción.

Nitratación. Se prepara una solución de nitrato de plata al 1 y $^1/_2$ por 100, y en ella se depositan los nervios—si son de la línea lateral, sin fraccionarlos—en donde permanecerán por espacio de veinticuatro a cuarenta y ocho horas. Esta operación se hace a la temperatura ambiente.

Lavado. Transcurrido dicho tiempo, se verifica un rápido lavado de las piezas en agua destilada.

Este lavado, como el anterior, es muy importante, y de él depende, en gran parte, el éxito del método.

Reducción. Una vez realizada la operación anterior, se sumergen los nervios en el siguiente reductor:

Hidroquinona	2 gr.
Formol	15 c. c.
Agua	100 c. c.
Sulfito de sosa	0,15 c. c.

De ordinario echamos nosotros el sulfito sin pesada, esparciendo una pequeña cantidad, hasta que la solución tome color amarillo. En este reductor deben estar las piezas de ocho a diez horas, después de cuyo tiempo los nervios se fraccionan en pequeños trozos—si no eran raquídeos—, se lavan en agua destilada y se disocian o se procede a la inclusión en celoidina.

Con este procedimiento hemos logrado excelentes preparaciones del esqueleto protoplásmico de la célula de Schwann, estrangulaciones de Ranvier, aparato de Golgi y aparatos infundibulares. Algunas veces se obtienen también imágenes de la red peritubular, muy análogas a las descritas por algunos autores en las fibras nerviosas de los mamíferos con la hematoxilina de Mallory; las fibrillas intertubulares también suelen impregnarse con este método, sobre todo en los extremos de los nervios fraccionados con las agujas (nervios raquídeos).

Si, según queda indicado, se hacen las operaciones anterio-

res, si se tiene la precaución de someter las piezas en el reductor solamente de cuatro a ocho horas, y si después se seccionan con el microtomo de congelación—previo rápido lavado—, llevando los cortes a una disolución de cloruro de oro al 1 por 100 en estufa a 25 ó 30 grados, aparecerá correctamente impregnada la célula de Schwann, mostrando, con gran claridad, sus fenestramientos protoplásmicos y el aparato de sostén.

Conviene hacer constar que las reacciones en los tubos de los peces, con este método, suelen ser múltiples y al lado de unos tubos que exhiben el aparato de Golgi se ven, por ejemplo, otros con el armazón protoplásmico, y, entre ambos, algunos que muestran únicamente el tejido conjuntivo de los nervios; por eso es necesario trabajar con gran constancia hasta obtener preparaciones que muestren un solo detalle con exclusión de todos los demás, lo cual se logra cuando se domina el método.

Método al formol-piridina-manganeso de Cajal. Este método, empleado por Cajal, con ocasión de sus estudios de degeneración y regeneración de los nervios, suministra también imágenes sumamente interesantes; sobre todo, impregna selectivamente los aparatos infundibulares, mostrando claramente el hilo espiral de Rezzonico. Dicho método consta de las siguientes manipulaciones:

Fijación. Pequeños trozos de nervios permanecerán en la siguiente solución, de veinticuatro a cuarenta y ocho horas:

Formol	6 c. c.
Piridina	10 c. c.
Nitrato de manganeso (disolución saturada).	de 3 a 5 gotas.
Agua	40 c. c.

Lavado. Debe ser muy abundante, durando un día entero, por lo menos; este lavado, que tiene por fin extraer el exceso de formol y piridina, puede hacerse al chorro de una fuente, primero, empleando la disposición más atrás descrita, y luego, en frascos de agua, que se renueva de cuando en cuando; los últimos frascos conviene que contengan agua destilada.

Nitratación. Se prepara una solución de nitrato argéntico al 1 $^{1}/_{2}$ por 100, en donde permanecerán las piezas de veinticuatro a cuarenta y ocho horas.

Lavado. Pasado dicho tiempo, se procede a un rápido lavado en agua destilada.

Reductor. Es idéntico, por las sustancias que le integran, al descrito más atrás, al tratar del método del urano; pero difiere por las cantidades de los componentes, que entran en la siguiente proporción:

Hidroquinona....................	1 gramo.
Formol.........................	5 —
Agua...........................	80 —
Sulfito de sosa..................	0,25 —

Lavado. Una vez realizada la operación anterior, se procede a un abundante lavado, y a continuación se disocian los nervios.

Conviene hacer constar que deben emplearse exclusivamente nervios de la línea lateral, si queremos obtener preparaciones aceptables de los aparatos infundibulares. En los nervios raquídeos, a pesar de numerosos intentos, no hemos logrado ni una sola preparación mediana; esto parece comprobar la diversidad de composición química más atrás señalada entre ambas clases de nervios.

Método de Cajal para el estudio de la túnica conectiva peritubular. Es una pequeña variante del procedimiento del nitrato de plata reducido, y consta de los tiempos siguientes:

Fijación. Se prepara la siguiente solución:

Formol.........................	8 c. c.
Piridina.........................	15 c. c.
Agua...........................	80 c. c.

Lavado. Debe ser abundante y en agua destilada. Tras de este lavado se procede a la disociación de los nervios.

Nitratación. Durante varias horas los nervios disociados de-

ben permanecer en una solución de nitrato de plata amoniacal al 1 por 100.

Reductor. Se emplea la fórmula anterior; los resultados más brillantes se obtienen también en nervios de la línea lateral.

Sea cualquiera el método empleado, es muy conveniente sujetar los nervios a soportes, con el fin de que permanezcan estirados al sufrir las diversas manipulaciones. Se pueden emplear para tal fin corchos, sobre los cuales se fijan con alfileres; también nos ha dado muy buen resultado el procedimiento que nos recomendó el doctor Río Hortega, que consiste en fabricar pequeñas perchas de madera, las cuales van provistas de ranuras, gracias a las cuales se sujetan los nervios con un hilo ordinario.

No nos cansaremos de repetir, para terminar esta parte, que es necesario trabajar con tenacidad y constancia para obtener buenas preparaciones y sacar el máximo rendimiento de los métodos; los ensayos y fracasos repetidos nos conducirán, en último término, al conocimiento perfecto de los métodos y de las causas de error, que, corrigiéndolas, nos proporcionarán irreprochables preparaciones.

SEGUNDA PARTE

Tejido conjuntivo de los nervios. Membrana de Schwann y estrangulaciones de Ranvier

I. Tejido conjuntivo de los nervios

Los nervios no son sino un conjunto de fibras unidas entre si por tejido conjuntivo. Dando un corte transversal a un nervio, coloreado con un método apropiado para el tejido conjuntivo, aparecerá rodeando a todo él una consistente envoltura conectiva, la cual es continuación de la pía mater; en ella residen células fijas, corpúsculos de Ehrlich y células de plasma (Cajal).

Mis observaciones prueban que en los peces dicha envoltura varía según la categoría de los nervios; pues en los raquídeos, según hemos dejado consignado, se presenta más desarrollada que en los nervios de la línea lateral. Por lo demás, nosotros no hemos hecho un estudio citológico detenido de esta envoltura.

En los mismos cortes transversales puede apreciarse que las fibras no están dispuestas desordenadamente, sino que se agrupan en paquetes, cada uno de los cuales posee cierta individualidad; estos paquetes o haces nerviosos son muy variables en su diámetro; pero todos ellos presentan, como carácter esencial, el estar cada uno rodeado de una fuerte vaina conjuntiva—vaina laminosa—, de la cual parten hacia dentro del paquete nervioso

tractus conjuntivos que descomponen, formando tabiques, el haz conjuntivo en porciones más pequeñas, de menor categoría orgánica.

Dicha túnica exhibe una estructura bastante complicada y encierra, concéntricamente dispuestas, láminas finísimas y compactas, entre las cuales existen lagunas vaginales revestidas de endotelio.

Dicha envoltura, según Doinicow, contiene diversos elementos celulares: células cebadas, células fijas aplanadas, elementos emigrantes y clasmatocitos.

Aparte de este tipo conjuntivo, es preciso estudiar el intertubular, formado de gruesas fibras conjuntivas serpenteantes.

TÚNICA CONECTIVA PERITUBULAR. Dicha túnica—*Fibrillenscheide* de Key y Retzius—ha sido estudiada recientemente por Cajal (1912) con ayuda de un método especial, que no es sino una variante del nitrato de plata reducido. Dicho método le hemos empleado nosotros con el fin de saber si en los tubos de los peces existía realmente dicha envoltura y si presentaba algunas variaciones dignas de especial estudio.

Nuestras investigaciones prueban que la vaina subsidiaria de Ruffini no es privativa de los mamíferos, sino que se encuentra también en los tubos nerviosos de los peces—línea lateral—adoptando la misma forma y consistencia; dicha envoltura no es más que un refuerzo externo de la membrana de Schwann, y es tan parecida a la descrita en los mamíferos, que ni siquiera hemos hecho una figura especial, reproduciendo un dibujo de Cajal al cual pueden referirse las imágenes que de la citada envoltura muestran los tubos nerviosos de los peces.

Dicha envoltura está formada por haces de fibras que corren a lo largo del tubo (fig. 2), continuándose a través de las estrangulaciones de Ranvier. Como dice Cajal, esta túnica conectiva se halla bien individualizada del resto del tejido endonervioso, puesto que la disociación apenas la modifica o desordena, quedando cada tubo aislado envuelto en su forro conectivo correspondien-

te; al nivel de las estrangulaciones, dichos haces se tornan laminares B.

Fibrillas conectivas intertubulares. Mis investigaciones con el método de Achúcarro prueban que, aparte de los haces conectivos anteriormente descritos, existen unas gruesas fibrillas serpenteantes que corren entre los tubos nerviosos, según hemos representado en la figura 3, copia de una preparación procedente de nervios de *Scorpæna* (raquídeos).



FIGURA 2

Tubo nervioso impregnado tras la fijación en formol-piridina.—*A*, haces peritubulares; *B*, región de la estrangulación (preparación y dibujo de Cajal.)

En dicha figura se ve que existen dos variedades de dichas fibrillas, unas largas como la A, C y D, y otras más cortas como las E y F. También puede observarse en la misma figura, cómo algunas de dichas fibras están colocadas oblicuamente en relación con la dirección de los tubos y cómo otras siguen orientadas de igual modo que aquéllos.

Estas fibrillas son en todo comparables a las descritas entre las fibro-células del intestino del *Cavia* por el doctor Río Hortega (1).

Estudiándolas con buenos objetivos apocromáticos, se observa que presentan un contorno granuloso, particularmente perceptible en las vueltas de dichas fibras o salientes de las curvas que describen.

Las más gruesas de estas fibras, que parecen tener estructura homogénea, disociándolas, aparecen constituídas por otras más finas, como se ha representado en la figura 4; en dicha fibra, disociada por azares de las manipulacio-

(1) Dicho histólogo me ha enseñado unas preparaciones de nervios de rana en donde se ven fibras análogas a las que nosotros hemos observado.

nes, se advierten dos fibrillas, la una A y la otra D, principales, de mayor grosor, y entre ambas se ven tenues filamentos conectivos. Estas fibrillas se sueldan con las anteriores en varios puntos, tal como los B, D, E y F.

II. Membrana de Schwann y estrangulaciones de Ranvier

Membrana de Schwann. Coloreando los nervios con ácido ósmico se obtienen imágenes sumamente demostrativas de la envoltura de Schwann, que destaca, enérgicamente teñida en negro, del resto del tubo nervioso; naturalmente, el grado de coloración de la citada envoltura, así como de la mielina, depende del tiempo que obre dicho reactivo, a la vez que del grado de concentración de la solución ósmica.

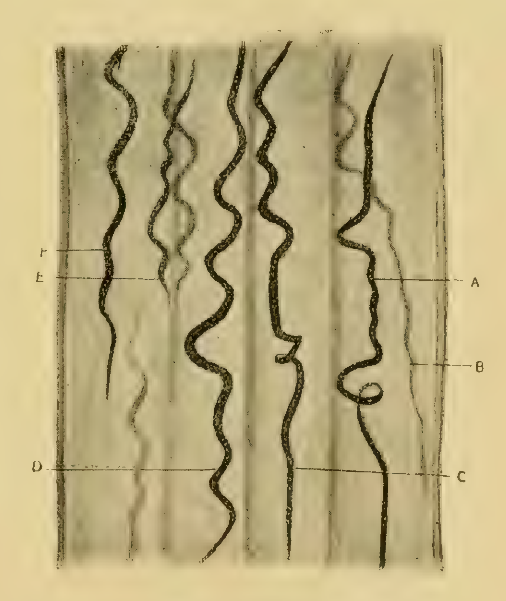


FIGURA 3
Fibrillas intertubulares de *Scorpæna*, impregnadas con el método de Achúcarro. A, B, C y D, fibras largas; E y F, fibras más cortas. Obj. 2 mm. oc. 18. × 1700

Ya hemos consignado más atrás que, desde el punto de vista de la manera de obrar dicho reactivo, es muy interesante saber el comportamiento especial de los tubos según que pertenezcan a una u otra categoría de nervios; en los nervios de la línea lateral se obtienen con suma facilidad preparaciones de esta índole; en cambio, en los raquídeos, jamás se logra cambio de

coloración alguna, lo mismo por lo que respecta a la mielina que a la envoltura de Schwann.

Dado el gran tamaño y grosor de dicha membrana en los peces, es muy fácil convencerse simplemente en las preparaciones con ácido ósmico, que la membrana de Schwann no se interrumpe en las estrangulaciones, sino que se continúa engrosándose a veces en ellas. En la figura 5 se perciben tres reacciones distintas de la citada envoltura; en el tubo central A aparece aquélla enérgicamente impregnada en negro y la mielina en gris obscuro; en el B se muestra la envoltura incolora destacando muy bien del forro grasoso impregnado; en D se ve una reacción intermedia entre las anteriormente señaladas.



FIGURA 4

Paquete de fibras conjuntivas disociado. A y D, fibras principales del haz; B, D, E y F, sitios en donde se insertan las fibrillas tenues (nervios raquídeos de *Scorpæna*).

En la misma figura, en D, puede verse la relación tan estrecha que existe entre el núcleo C de la célula de Schwann y la citada envoltura; otras veces el núcleo de la célula de Schwann está muy separado de la envoltura peritubular; a veces está colocado en su porción central, aunque lo normal es que esté situado más próximo a dicha membrana de un lado que del opuesto.

Mis investigaciones con el método del urano-formol de Cajal revelan que la citada envoltura no es homogénea y sin estructura, como afirmaba Schwann, sino que contiene unos filamentos que dividen la membrana en espacios poligonales, recordando el cemento de los epitelios. Varios autores han observado cosas parecidas en los mamíferos; así Nageotte nos habla de una red alveo-

lar de estrechas mallas, y Besta ha señalado un retículo parecido, con la hematoxilina de Mallory. Sometiendo nervios de la línea lateral durante mucho tiempo en soluciones diluídas de ácido

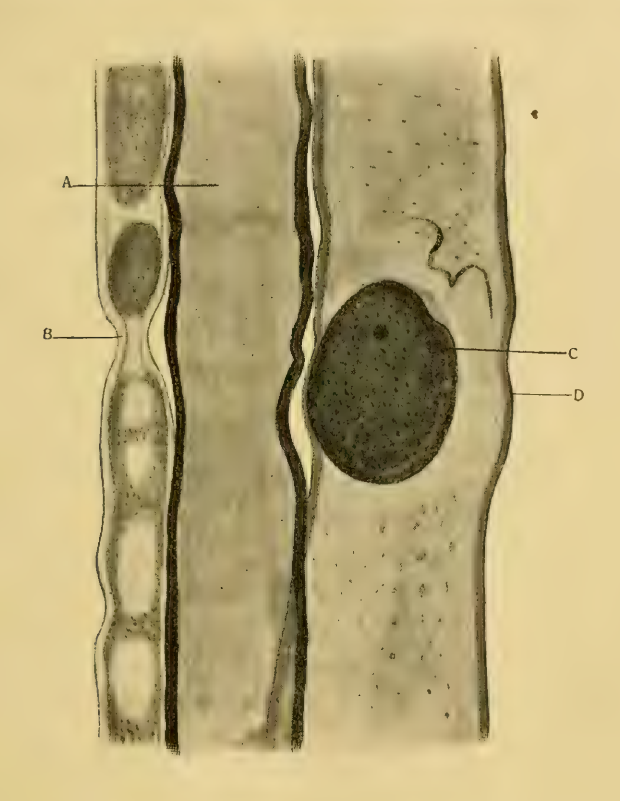


FIGURA 5

Tres tubos nerviosos de la línea lateral tratados con el ácido ósmico mostrando diversas reacciones. A, fibra nerviosa con la envoltura de Schwann fuertemente impregnado en negro; B, aspecto de una estrangulación de Ranvier; C, núcleo de la célula de Schwann; D, envoltura peritubular. *Cyprinus auratus*. Obj. 2 mm. oc. 18 . × 1700

ósmico, se ven retículos en la membrana, de Schwann, aunque no tan elegantes como los que se obtienen con el método de Cajal a que antes hicimos referencia.

Las opiniones de los histólogos varían mucho sobre las disposiciones de las estrangulaciones de los tubos nerviosos; unos opinan, siguiendo a Ranvier, que, en la estrangulación, no sólo se interrumpe el forro mielínico, sino también la envoltura de Schwann; a este dictamen se acogen los histólogos de la escuela antigua. Otros, en cambio, siguiendo al maestro Cajal, admiten la continuidad de la citada envoltura en los espacios estrangulados, tal como nosotros hemos visto con el ácido ósmico en los nervios de los peces.

Los descubrimientos de Cajal (1889) han sido confirmados por ilustres investigadores: entre ellos citaremos a Schiefferdecker y Flatau, que poco después admitieron la existencia del disco de soldadura y la continuidad de la membrana en los segmentos estrangulados; Cajal, posteriormente, insistió sobre el mismo tema (1897), defendiendo sus antiguas ideas; a Hatai que (1903) confirmó el hallazgo del histólogo español; a Michote (1904) que observó la continuidad de la membrana de Schwann, que pasa de un segmento a otro, llamando la atención sobre la identidad de la trabécula transversal de la cruz de Ranvier con el disco intermediario de Schiefferdecker, habiendo visto en algunos casos el citado sabio, en el lugar de las estrangulaciones, tan sólo un anillo, cuyo centro está atravesado por el axon fibrillar, cuyo trayecto es recorrido aparentemente sin transformación; más tarde, el mismo autor (1906) estudia las transformaciones del cilindro-eje en los cuellos de los tubos.

Las investigaciones de Nemilöff en *Lota vulgaris* (1908), con el azul de metileno, comprueban las ideas de Cajal sobre el comportamiento de la envoltura de Schwann en las estrangulaciones de Ranvier; según Nemiloff, el cilindro-eje se extiende también continuamente de un segmento a otro; el anillo que el histólogo ruso colorea con el azul de metileno en los cuellos de los tubos, es interpretado por dicho autor como dependiente de la membrana de Schwann que en este sitio se aprieta. En el espacio hueco de este anillo—dice Nemiloff—exis-

te una sustancia particular que atrae el azul de metileno, ya que en las condiciones ordinarias la envoltura de Schwann no se colorea con el citado reactivo; por lo demás, Nemiloff en las estrangulaciones no ha visto un disco a modo de placa perforada a través del cual pasarían las neurofibrillas.

El aumento de tamaño del espacio hueco del ensanchamiento en forma de anillo de la membrana de Schwann, está relacionado, según Nemiloff, con el rellenamiento mayor o menor de la sustancia especial que atrae la plata y el azul de metileno que reside en dicho sitio; el anillo azul, atravesado por el cilindro-eje que aparece en los preparados de Nemiloff, es identificado por el discípulo de Dogiel con el disco intermedio o el anillo de los autores: cuando el anillo dista mucho del cilindro-eje—dice Nemiloff—arrastra detrás de sí la membrana inferior que rodea a aquél.

Cajal, en los estudios que últimamente (1912, 1913) ha realizado sobre la estructura de los tubos nerviosos, con diversos métodos, afirma que la membrana de Schwann no se interrumpe en las estrangulaciones y que existe el disco de soldadura, sólo que dicho disco es mucho más pequeño de lo que los autores han supuesto; el reactivo argéntico—dice el sabio español—llega a duplicar y aun triplicar el citado disco de soldadura.

Nageotte, en los estudios últimamente realizados sobre fibras nerviosas, niega la existencia del disco de Ranvier, fundándose en la imposibilidad de percibirle en los preparados frescos.

Las investigaciones que hemos realizado con el método al urano-formol de Cajal y con el procedimiento de Achúcarro, confirman muchos de los detalles descritos por los histólogos citados, añadiendo otros de interés.

En primer lugar, consignaremos que la envoltura de Schwann en las estrangulaciones no experimenta ninguna modificación fundamental;, se continúa, a veces, espesándose al nivel del anillo, sin desaparecer la red peritubular, según se ve en la figura 6, en el tubo de la izquierda, en el cual puede verse

claramente el anillo de la estrangulación dependiente de la envoltura de Schwann y la manera cómo el axón atraviesa el espacio estrangulado; a poca distancia del anillo, a un lado y otro de la estrangulación, se ve un grupo de granulaciones en B; estas granu-

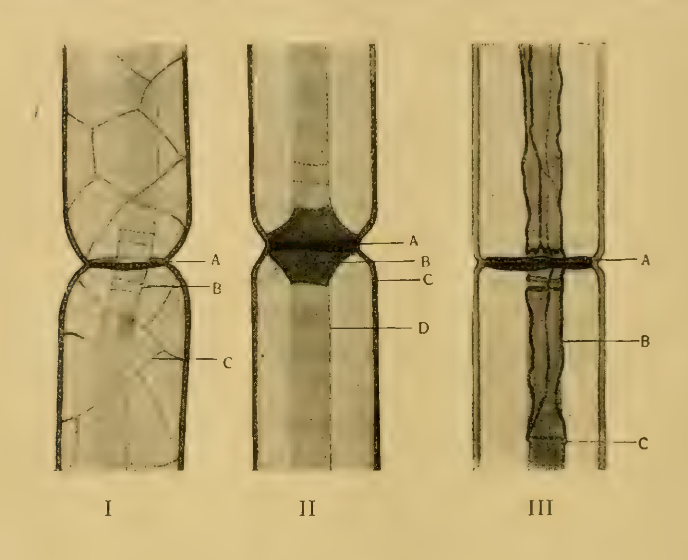


FIGURA 6

Aspectos diversos de las estrangulaciones de Ranvier en los tubos nerviosos de carpa. I, tubo mostrando la red de la envoltura de Schwann C y el anillo de la estrangulación A; B, granulaciones del brazalete de Nageotte. II, tubo que exhibe enérgicamente impregnada la substancia argirófila A y B; C, envoltura de Schwann; D, axon. III, tubo nervioso seccionado a lo largo mostrando el disco de la estrangulación A y las trabéculas del aparato de sostén que rodean al axon, B y C. Urano formol de Cajal. Obj. 2 mm. oc. 18. × 1700

laciones deben representar los brazales de Nageotte. En dicho tubo no se ha impregnado la sustancia argentófila ni tampoco aparece el disco de soldadura de los autores.

En el tubo del medio, II, de la misma figura, se observa, en cambio, la sustancia argentófila formando un gran acúmulo B que, a modo de tapón, aisla los dos segmentos tubulares; en el centro de este acúmulo se ve una zona más oscura que debe corresponder al anillo a que antes hemos hecho referencia, A.

En el tubo III de la misma figura, cortado por su parte media, se ven bajo otro aspecto las mismas cosas; aquí se ha impregnado la sustancia argentófila sólo en la porción comprendida en el anillo—el disco de soldadura de los autores—, y se percibe también, cómo las trabéculas de un aparato que más tarde describiremos B, atraviesan el citado disco A.

Pero las preparaciones más elegantes de las estrangulaciones de Ranvier, se obtienen en tubos nerviosos de *Scorpæna* con ayuda del método al tanino y plata amoníacal de Achúcarro. Dichas preparaciones revelan únicamente un anillo bastante consistente, en dependencia de la envoltura de Schwann, que se continúa de un segmento a otro y un nuevo detalle que no dan otros métodos: la existencia de una cámara que aisla la mielina de cada tubo, de tal manera, que dicha cámara queda dividida por el anillo de las estrangulàciones—anillo de Ranvier—en dos porciones simétricas; esta cámara está atravesada de un lado a otro por el cilindro-eje; en el espacio que media entre el axón y el anillo, estaría situada la sustancia argentófila que, con este método, no aparece impregnada; es probable que las vacuolas que han observado Besta, Nageotte y Nemiloff, al nivel de las estrangulaciones, sean imágenes incompletas de estas cámaras.

Después de haber observado un gran número de tubos nerviosos, en los cuales se veía la sustancia argentófila impregnada en muy diversa extensión, desde un disco delgadísimo, hasta formar un fuerte acúmulo de varias micras a un lado y otro del anillo, pensamos con Nageotte, que el citado disco no tiene una existencia real, y si se tiñe con harta frecuencia, se debe, no tanto a la afinidad de la sustancia que le constituye por determinados procedimientos, cuanto a la tendencia natural a depositarse los reactivos en los pequeñísimos espacios o cavidades (el cromato argéntico, en los tubos de las glándulas; la plata, en el método de Cajal al urano, en los capilares biliares, etc.). Por otra parte, con el método de Achúcarro jamás aparece disco alguno,

destacando, en cambio, el anillo de Ranvier, enérgicamente impregnado en rojo oscuro.

Que no existe un disco consistente, que sujeta fuertemente la membrana de Schwann, en las estrangulaciones de Ranvier, puede demostrarse por la vía experimental, puesto que estirando fuertemente un tubo nervioso, puede asistirse con el microscopio a la desaparición de la citada formación; por esta razón, muchos autores que han hecho estudios sobre fibras nerviosas, aconsejan estudiar las mismas en cortes, y no disociadas, cuando se pretendan ver detalles de las estrangulaciones de Ranvier. Para terminar esta parte, consignaremos que según Nageotte, la regularidad de las formas de los tubos nerviosos que dibujan rectas y curvas, se debe, en primer lugar, a la preponderancia de las fuerzas de tensión superficial, aplicadas a grandes superficies, las cuales reaccionan toda esta morfología.

TERCERA PARTE

Estudio de la célula de Schwann

I. Su morfología e inclusiones

La célula de Schwann ha sido objeto de un magistral estudio en los peces—en *Lota vulgaris*—por Nemiloff, ayudado del método de Ehrlich. Nageotte (1910), Doinikow (1911) y Cajal (1912) han confirmado y ampliado los detalles dados a conocer por el histólogo ruso, usando técnicas diferentes: el primero de dichos sabios fija los nervios en el líquido de Dominici, y luego colorea con hematoxilina ferruginosa; el segundo, usa un método sumamente complicado, fijando los nervios en la mezcla de Orth durante un día, tratándolos después en solución saturada de ácido fosfomolíbdico, y colorea con el líquido de Mann; el tercero se sirve de una modificación del método urano, impregnando los nervios con plata amoniacal.

Nosotros hemos estudiado la célula conjuntiva tubular, gracias a una modificación introducida en el método de Cajal, que consiste, según hemos explicado más atrás, en seccionar los nervios con el microtomo de congelación, después de haber sufrido la acción del reductor, que debe obrar poco tiempo, y someter luego los cortes a una solución diluída de cloruro de oro, en estufa, a poca temperatura; siguiendo esta técnica, aparece impreg-

nada la célula de Schwann correctamente, y además el esqueleto o armazón protoplásmico.

Hasta hace pocos años, la célula de Schwann era considerada como dependiente de la envoltura tubular, habiendo hecho resaltar las relaciones tan íntimas que mantiene con la mielina, el histólogo ruso Nemiloff, autor que propone denominar a dichos elementos «células aisladoras de la mielina».

En los peces, las células de Schwann son de un tamaño notable, según vió Nemiloff con el azul de metileno, y hemos comprobado nosotros con el método a que más atrás hicimos referencia; dichas células mantienen relaciones con la envoltura de Schwann, pues se hallan en contacto con la superficie interior de aquélla, a la cual parecen estar pegadas.

En la célula de Schwann es preciso distinguir la región perinuclear del protoplasma (placa protoplásmica de Cajal) y las prolongaciones *(Fortsatzen* de Nemiloff) que parten de aquélla. En esta región A, B (figura 7) están situados los núcleos que, según Nemiloff, tienen o forma alargada o de herradura; sin embargo, creo que no pueden referirse a dos modalidades únicamente las formas de estos núcleos, que aparecen muy correctamente en nuestras preparaciones ejecutadas con el ácido ósmico, pues se hallan núcleos ovoideos fusiformes, redondeados, en forma de molar, etc.

Rodeando a los núcleos se halla una cantidad mayor o menor de protoplasma fibroso y pequeñas granulaciones que, con el azul de metileno, según Nemiloff, aparecen teñidas de un verde claro; la sustancia interfibrillar o no se tiñe o toma un color azul pálido.

De la placa protoplásmica, como hemos dicho, parten trabéculas K, que se anastomosan y espesan en determinados sitios, sobre todo en las cisuras de Lantermann, donde se dispone una trabécula transversal de gran espesor F (Nemiloff, Nageotte, Cajal).

Una diferencia esencial parece existir entre las bandas pro-

toplásmicas de los tubos de los mamíferos y las que ostentan las de los peces, y es la disposición regular y geométrica de

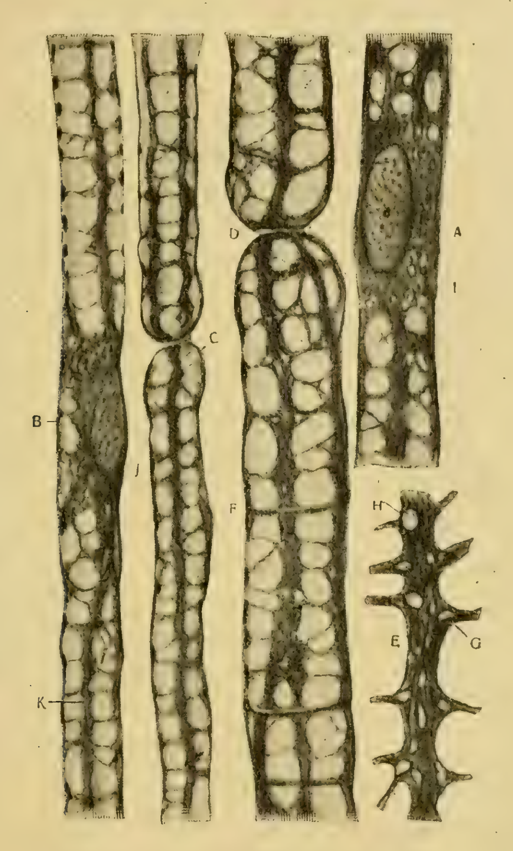


FIGURA 7

Tubos disociados del nervio ciático (gato adulto). Impregnación argéntica. A y B, región protoplásmica vecina del núcleo; D, tubo grueso al nivel de una estrangulación; C, tubo fino; E, trabécula longitudinal notablemente aumentada; F, aros al nivel de las cisuras de Lantermann; G, vacuolas en el arranque de los filamentos transversales del velo tubular; H, gran vacuola; J, núcleo; K, trabécula longitudinal. (Según Cajal.)

aquéllos, comparado con las modalidades múltiples, no sujetas á regla alguna, con que se presentan las citadas tiras en éstos;

además, según Cajal afirma, en los mamíferos el protoplasma de los tubos nerviosos de la célula de Schwann es superficial, y las trabéculas se desarrollan en torno de la mielina, en donde dan lugar a elegantes reticulaciones, mientras que en los peces, según ha señalado Nemiloff y hemos comprobado nosotros, los tractus protoplásmicos invaden todo el tubo nervioso, distribuyéndose en estratos diferentes de la mielina (figura 8).

Llama la atención también el gran número de vacuolas, que están situadas, tanto en la placa protoplásmica, como en las tiras o trabéculas que de ella parten; estas vacuolas son redondeadas u ovoideas, y están situadas entre los finísimos hilos granulosos de las células de Schwann que, con el método empleado por nosotros, aparecen coloreados en un tono violáceo.

Según Nemiloff, en cada segmento tubular existen varias células, cuyas prolongaciones se ramifican y anastomosan; de manera que las células de un trozo interanular constituyen un sistema juntamente dependiente.

Como hemos consignado, las prolongaciones de estas células no se extienden solamente a lo largo de la superficie interna de la envoltura tubular, como ocurre en los mamíferos, según puede verse en la figura adjunta, que tomamos de Cajal, sino que profundizan en la mielina, en donde forman una masa espesa y esponjosa, que abarca desde la zona interna de la envoltura de Schwann hasta el cilindro-eje.

Según Nemiloff, estos tabiques de separación que penetran en la mielina, tienen un grosor diferente, pudiéndose distinguir en más gruesos los que tienen su posición en un ángulo agudo al cilindro-eje, y más delgados los que reúnen entre sí los septos más gruesos. En mis preparaciones se ve que estas tiras protoplásmicas son más bien fajas o láminas, figura 8, que cordones circulares, y se ve también cómo con una cantidad insignificante de protoplasma se cubren grandes superficies; en los tubos nerviosos de *Cyprinus*, son tan delicadas estas fajas de protoplasma que, a través de ellas, por trasparencia, puede se-

guirse la dirección de otras trabéculas situadas en pisos más profundos, a veces con notoria claridad.

Cada célula de Schwann tiene, según Nemiloff, dos superficies: una, proximal—contando desde la envoltura tubular—convexa, y otra distal cóncava, que determina el espacio periaxial; el protoplasma esponjoso de la célula, dice el histólogo ruso, está caracterizado por una densificación de la red de los tabiques, tanto en la superficie proximal como en la distal.

Nemiloff, por otra parte, admite en cada célula tres estratos diferentes: uno superficial, en donde se halla el núcleo, y en el cual los tabiques protoplásmicos ramificados forman una densa red; uno mediano, flojo, que contiene los tabiques que van desde el estrato superficial al estrato profundo, y por fin, el estrato más interior, en donde los tabiques de protoplasma forman una densa red en torno del cilindro-eje.

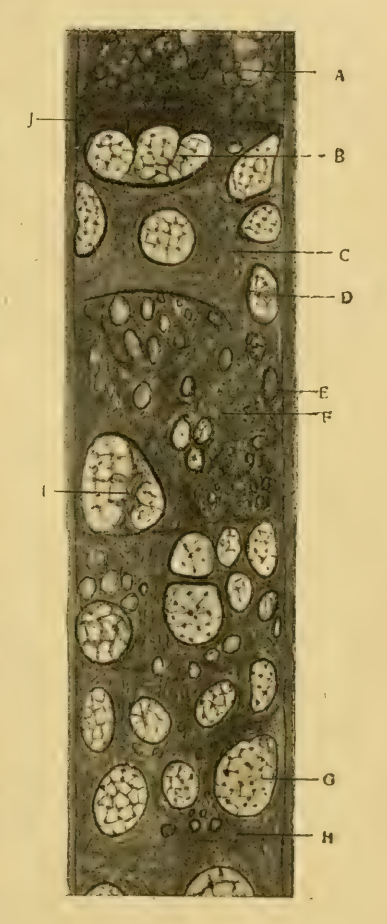


FIGURA 8

Parte de la célula de Schwann vecina a la placa protoplásmica A; C, espesamiento de forma estrellada; B, I, finas trabéculas del piso más profundo; E, gran vacuola; H, pequeña vacuola. Tubo nervioso de la línea lateral de carpa. Método de Cajal modificado. Obj. 2 mm. oc. 18 . × 1700

En la división de la célula, según Nemiloff, la parte que contiene el núcleo está en contacto con el interior de la envoltura de Schwann, mientras que las ramificaciones protoplásmicas avanzan hacia el cilindro-eje.

Merecen consignarse también ciertos espesamientos protoplásmicos, de forma estrellada, con una cavidad en su centro, simulando una

célula; estos espesamientos aparecen con bastante frecuencia en los tubos nerviosos de *Cyprinus auratus* (línea lateral), según puede verse en la figura 8.

En las cavidades intermedias, entre los septos, es decir, en las mallas de la masa esponjosa protoplásmica de la célula de Schwann, se halla la mielina, como puede demostrarse con el ácido ósmico.

Sin embargo, la mielina no forma gotas sueltas, sino que se presenta bajo la forma de una masa continua, porque las mallas de la célula de Schwann no están cerradas, sino en comunicación perfecta unas con otras.

La masa protoplásmica, que se halla en cada segmento tubular, está completamente interrumpida en las estrangulaciones de Ranvier, de modo que ninguna ramificación protoplásmica pasa de un segmento a otro (Nemiloff). De análoga opinión es Cajal, el cual ha visto terminarse los trabéculas de la célula de Schwann al llegar a las estrangulaciones, en donde la célula tubular termina en fondo de saco.

Como inclusiones de la célula de Schwann, estudiamos en esta parte las pequeñas gotas de mielina aisladas de la masa general, y situadas en la placa protoplásmica (Nemiloff), las granulaciones π y μ, de Reich, y los corpúsculos de Erzholz.

Gotas de mielina. En la placa protoplásmica de tubos nerviosos de *Lota vulgaris* ha visto Nemiloff pequeñas cavidades llenas de mielina, que todavía no comunican con la masa general del tubo; estas gotas de mielina aisladas son de tamaño diferente, y se hallan o muy cerca o muy distantes del núcleo. Comparando con el microscopio cierto número de fibras nerviosas—dice Nemiloff—se observan diferentes estadios de crecimiento de estas gotas de mielina, empezando por las más pequeñas, situadas en las cercanías del núcleo, hasta otras más grandes que se hallan a punto de reunirse con la masa general de mielina, de la cual están separadas por tenue membrana protoplásmica, difícil de percibir.

Granulaciones π, de Reich (granos protagonoides de Cajal). Estas granulaciones se disponen en acúmulos, adoptando forma de coma; se tiñen en púrpura, mediante la tionina, previa fijación de los cortes en el líquido de Orth, y apetecen también el violado de metilo, ácido de Ehrlich (Rosenhein).

Granulaciones μ, de Reich. Se caracterizan por su afinidad hacia la fuchina ácida y ácido ósmico; también se tiñen con el Sudan III y la escarlata R (Doinikow). Según Cajal (1913), están formadas por una sustancia vecina a la lecitina.

Corpúsculos de Erzholz. Estas granulaciones son gotitas de grasa que han sido observadas por diferentes investigadores, las cuales se tiñen intensamente por el método de Marchi; están colocadas cerca del núcleo. A estas granulaciones deben referirse las gotas de grasa de que nos habla Nageotte en sus trabajos, así como también las señaladas por Key y Retzius; según Doinikow, las granulaciones μ, de Reich, corresponderían a esta clase de inclusiones; Nageotte afirma que la célula de Schwann contiene gotas de grasa, pero no de mielina, según declara Nemiloff.

Aparte de las inclusiones aquí señaladas, la célula de Schwann contiene un esqueleto o armazón protoplásmico: el aparato de Golgi y las mitocondrias. De estas formaciones haremos un estudio detenido a continuación.

II. El esqueleto protoplásmico o aparato de sostén de la célula de Schwann

Este aparato, que nosotros hemos descubierto en los peces, ha sido incompletamente visto por los autores o confundido con otras formaciones del tubo nervioso, debido a los defectos de las técnicas por ellos usadas, que no permitían ver las relaciones que los diversos elementos que le integran guardaban con la célula de Schwann.

Como otros descubrimientos importantes, ha sido realizado por etapas: Boveri (1885), sorprendió formas anulares independientes del disco de Ranvier, gracias a su método de impregnación argéntica; Schiefferdecker (1887) observó también el aparato anular, y al nivel de las cisuras de Lantermann representa, unas veces, embudos, y otras, anillos; mas este sabio identifica los citados anillos con los bordes de los infundíbulos.

Pero el que mejor estudió estas formaciones anulares fué Segall (1892); dicho autor observa ciertos anillos fuertes, enérgicamente impregnados, situados debajo de la membrana de Schwann, enfrente de las cisuras de Lantermann; Segall denomina a las citadas formaciones *anillos independientes*. Schiefferdecker objetó a Segall, diciendo que los citados anillos no representaban otra cosa sino el borde externo de los aparatos infundibulares, que, por no penetrar bien la plata, no se impregnaban completamente.

Según afirma Cajal, las vueltas aisladas que Golgi y sus discípulos dibujan del aparato de Rezzonico es posible que correspondan a los citados anillos. J. Catanni ha sorprendido también (1886), al nivel de los infundíbulos, formaciones anulares, aunque dicha observadora cree que representan la primera vuelta del hilo de Rezzonico; parecidas cosas han observado Mondino y Marenghi y Villa.

Nemiloff (1908), con el método de Ehrlich, ha sorprendido en *Lota vulgaris* dos clases de anillos: unos, finos, enérgicamente teñidos en azul, y otros, anchos, a modo de fajas; ambos son considerados por el histólogo ruso como residuos de los aparatos infundibulares.

Cajal, en los estudios que ha realizado (1912), ayudado del método del urano-formol, ha visto dos clases de anillos, que agrupa del modo siguiente: *a)* anillos finos, alojados en el protoplasma de la célula de Schwann, y que residen en los acúmulos protoplásmicos situados al nivel de las cisuras de Lantermann; y *b)* anillos solitarios, más espesos, los cuales están situados en

cualquier parte del segmento cilindro-cono, aunque próximos a la membrana infundibuliforme; estos anillos, según Cajal, algunas veces se disponen en parejas. El mérito del sabio español estriba en haber demostrado de un modo indudable la existencia de los anillos, que deben considerarse como independientes de toda otra formación de los tubos nerviosos por las siguientes razones: 1.° «Porque se tiñen en condiciones especiales cuando ni el cemento de los infundíbulos, ni los aros protoplásmicos de las células de Schwann (con las cuales en un examen superficial pudieran confundirse), adquieren la menor coloración, no obstante la larga permanencia de las piezas en nitrato de plata. 2.ª Porque la impregnación es fina, constante, y el contorno del anillo aparece rigurosamente trazado en todos sentidos. 3.ª Porque, cuando los infundíbulos o las células de Schwann, se impregnan enérgicamente, los citados anillos suelen permanecer incoloros. 4.ª Porque, aparte el anillo infundibular, existen otros círculos, situados fuera del contorno fisural, así como filamentos longitudinales, partes que es imposible referir a impregnaciones parciales del cemento infundibular, ni tampoco a la primera vuelta espiral del aparato de Rezzonico. 5.ª En fin, porque los citados anillos coloréanse, no sólo mediante fórmulas de impregnación argéntica, sino también en condiciones especiales por la hematoxilina ferruginosa y otros procedimientos».

Por lo que respecta a las trabéculas, se pueden citar como precedentes los filamentos longitudinales, que, con el método de Golgi, modificado, descubrió G. Sala (1900), los cuales deben corresponder a nuestras trabéculas periaxónicas; pero este autor nada nos dice de las relaciones que los citados hilos mantengan con la célula de Schwann, limitándose a consignar que unen vueltas del hilo espiral de Rezzonico de los aparatos infundibulares; según este autor, dichos filamentos están situados, sobre todo, debajo de la mielina.

También sospechamos nosotros que Nemiloff (1908) haya visto alguna que otra trabécula del aparato de sostén en *Lota*

vulgaris; sólo que este sabio las confunde con la red de neuroqueratina, que supone en continuación de las prolongaciones protoplásmicas de la célula de Schwann. Si en las preparaciones que Nemiloff ha obtenido, fijando los nervios en ácido crómico y coloreando luego con hematoxilina de Heidenhain y Bordeaux R., se presentan realmente las citadas trabéculas finas en continuación con las prolongaciones de la célula de Schwann,

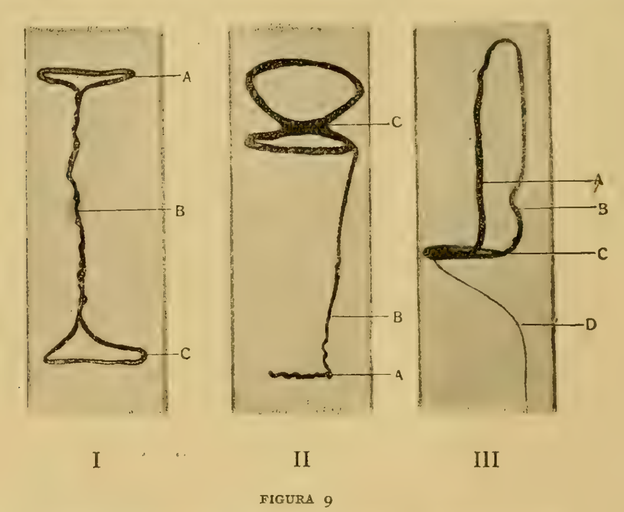


FIGURA 9

Grandes trabéculas de la placa protoplásmica. I, trabécula constituída por un filamento varicoso que en sus extremos da lugar a anillos A y C; II, trabécula en forma de 8, C, de la cual parte otra B doblada en su extremo A; III, trabécula que en C da lugar a un anillo del cual parten dos ramas A y B. Método de Cajal. Obj. 2 mm. oc. 18. × 1700

es muy verosímil que lo que Nemiloff toma por red de neuroqueratina sea nuestro aparato incompletamente coloreado; desde este punto de vista, la figura 24 de su trabajo resulta algo expresiva.

El maestro de los histólogos españoles, con su método del urano-formol, también sorprendió (1912) algún filamento, vinculando los anillos de Segall, los cuales constituyen algo así como el eje de las bandas del velo peritubular; sin embargo, Cajal no

vió el sistema de trabéculas tan complicadas como nosotros describimos, sino que dibuja alguna que otra que encuentra sobre todo en los tubos inflamados o en las fibras nerviosas de pequeño diámetro de los mamíferos.

Una vez dichos estos antecedentes, vamos a hacer un estudio detenido del aparato de sostén de la célula de Schwann de los tubos nerviosos de los peces, ayudándonos, sobre todo, de las imágenes obtenidas en la carpa y *Cyprinus auratus*.

CONSTITUCIÓN DEL APARATO. El esqueleto de la célula de Schwann está integrado por tres elementos diferentes: trabéculas, anillos y glomérulos; las primeras se dirigen de mil modos, siguiendo la dirección de las bandas protoplásmicas de la célula conjuntiva. Hay trabéculas muy gruesas, situadas en el espesor de la placa protoplásmica, las cuales, en ocasiones, se impregnan con exclusión de las demás.

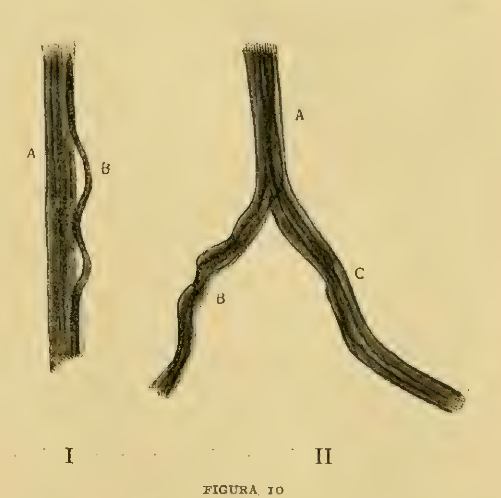


FIGURA 10

Aspecto fibrilar de las trabéculas del aparato de sostén en las impregnaciones poco enérgicas. Urano-formol de Cajal.

En la figura 9 se han representado tres tipos diferentes de estas trabéculas; la I está formada por un fuerte filamento varicoso B, que se divide en sus extremidades A y C, constituyendo dos anillos de forma irregular; la II, de mayor grosor, está formada por un cordón en forma de 8, del cual parte inferiormente una trabécula delgada que, al llegar a su extremidad, se acoda en ángulo recto; la III está constituída por un anillo C, del cual parten dos gruesas ramas A y B hacia arriba, las cuales, soldándose,

dibujan una U; de la parte inferior del anillo C sale una trabécula secundaria D, de la cual, por ahora, no nos ocuparemos.

Constitución, consistencia y tamaño de las trabéculas. En las preparaciones mejores que hemos obtenido del esqueleto celular o armazón protoplásmico de la célula de Schwann, aparecen las trabéculas que le constituyen, enérgicamente impregnadas en negro, como si fuesen terminaciones nerviosas, preparadas con el método de Golgi, no siendo posible distinguir en ellas estructura alguna; mas cuando la reacción sale menos enérgica, se sorprende en las trabéculas una estriación, dando la impresión de estar formadas aquéllas de haces de fibras, tal como hemos representado en la figura 10; en dicha figura aparecen dibujadas dos trabéculas: la I, con una fibra distendida, separada del conjunto de tal manera, que entre ella y el resto de las trabécula se perciben espacios vacíos; en II hemos representado otra trabécula A, que se divide en dos, B y C, en las cuales se percibe la estriación a que antes aludíamos.

Por azares de las manipulaciones, ocasionadas con el manejo de las agujas, en un nervio disociado, procedente de la línea lateral de *Cyprinus*, se ve en un tubo, en su porción terminal, el aparato de sostén completamente disociado, separado del protoplasma y de la mielina, y aparece incluído en el bálsamo de la preparación como un enrejado de alambres, y a despecho de haber sufrido tantas manipulaciones desde que fué disociado hasta el montaje, ha permanecido sin sufrir deterioro alguno; la citada red se observa intacta, y en ella se reconocen las trabéculas secundarias unidas a la principal y el todo aglomerado. Esto parece indicar que el citado aparato es muy consistente, cualidad que está en relación, sin duda, con la función mecánica que nosotros le atribuímos; a saber: procurar el equilibrio estable de la célula de Schwann y de todas sus prolongaciones, oponiéndose a las mutaciones inevitables que originarían, por una parte, las fuerzas de tensión de la mielina, y, por

otra, los fenómenos osmóticos múltiples que en el seno de los tubos deben verificarse.

Se explica también que las trabéculas del aparato no se interrumpan en las estrangulaciones de Ranvier, porque de esta suerte la función mecánica debe desempeñarse mejor, pues sin duda alguna la rigidez del armazón es mayor atravesando éste todo un sistema de tubos, que no interrumpiéndose en cada uno de ellos.

El tamaño de las trabéculas es muy variable; pero como se dividen y subdividen, anastomosándose a veces, no podemos precisar dónde ni cómo empiezan, ni dónde y de qué modo terminan; respecto a su grosor podemos consignar que se encuentran algunas de menos de un tercio de micra—las que proceden de ramificaciones de trabéculas secundarias—y hay otras situadas en la placa protoplásmica, que se acercan, si no pasan a veces, a 2 μ.

Categoría de las trabéculas. Como las trabéculas del aparato de sostén están situadas en el protoplasma de la célula de Schwann, se pueden distinguir, en armonía con lo que más atrás hemos consignado, tres estratos distintos:

a) Estrato de las trabéculas superficiales; corren por la zona más externa de la mielina, insinuándose a veces en el forro grasoso; en ocasiones se sorprenden trabéculas que corren tangencialmente, llegando a tocar los bordes de los aparatos infundibulares.

b) Estrato medio; a él pertenecen las trabéculas que establecen la unión entre las superficiales a que antes hemos aludido y las situadas en la región inferior; en su mayoría forman este piso trabéculas secundarias procedentes de las que constituyen el estrato superficial y están dispuestas oblicuamente con relación al cilindro-eje.

c) Trabéculas periaxónicas; forman el eje de las bandas densas de la célula de Schwann que Nemiloff ha estudiado muy bien en torno del cilindro-eje; en la figura 11 hemos representa-

do dos tubos que exhiben trabéculas de esta naturaleza; en el de la derecha, la trabécula A rodea al cilindro-eje, en la parte superior de la figura, constituyendo un anillo B; luego desciende casi tocando al borde del axón hasta llegar a C, en donde forma un segundo anillo irregular cambiando a continuación de dirección y pasando al otro lado del cilindro-eje para caminar verticalmente en la zona periaxial para dar lugar, según se ve en la parte inferior de la figura, a dos anillos de borde sinuoso D y E. En la misma figura, a la izquierda, se ha representado otra fibra nerviosa que exhibe una modalidad distinta de esta clase de trabéculas; en ella puede advertirse cómo la trabécula vertical, que corre en torno del cilindro-eje según se ve en la parte superior del dibujo, cambia de dirección y da lugar a dos anillos situados a un lado y otro de la trabécula F; como detalle curioso merece citarse el sistema de finísimos hilos que parten del anillo G, en inmediato contacto con el axon; parte de los cuales

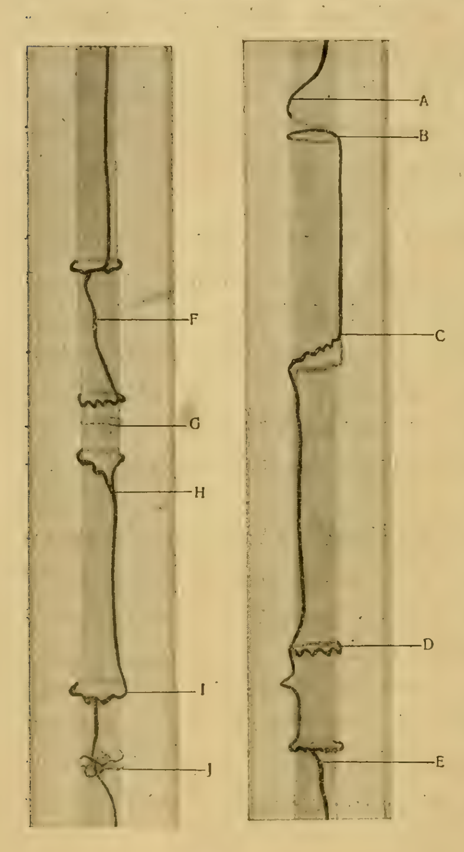


FIGURA II

Trabéculas peri-axónicas del aparato de sostén de los tubos nerviosos de la línea lateral de *Cyprinus*. A y E, trabécula que da lugar a anillos en B, C y D.—F, G, H, I, trabécula que cambia de dirección constituyendo anillos en torno al cilindro-eje; J, glomérulo de trabéculas. Urano-formol de Cajal. Obj. 2 mm, oc. 18. × 1790

se unen al anillo irregular que forma la trabécula H, la cual desciende para constituir otro anillo I, y luego en J forma un pelotón de trabéculas dispuestas en su mayoría transversalmente.

Estudio de los anillos. Los anillos constituyen el segundo elemento de nuestro aparato: están situados en cualquier paraje del tubo nervioso; unas veces se hallan equidistantes de los infundíbulos, y a ellos se unen las trabéculas tangenciales o principales que corren por el estrato superior del tubo en donde se hallan las grandes fajas del protoplasma de la célula de Schwann; otras veces están colocados sobre el borde de los aparatos infundibulares o muy próximos a él. Se observan, anillos oblicuos en relación al cilindro-eje, situados en cualquier paraje del tubo; así como también pueden distinguirse por su tamaño gran número de formas; unos son tan pequeños que abrazan estrechamente al axon, y otros, en cambio, parecen tocar en la envoltura de Schwann de modo que tienen próximamente el mismo tamaño que la fibra nerviosa en que anidan.

Desde el punto de vista de su constitución, pudieran diferenciarse dos variedades: anillos finos que en el corte óptico aparecen perfectamente circulares, y anillos anchos, a modo de brazales, los cuales presentan estructura marcadamente fibrilar. Estos últimos, creemos que deben considerarse como reliquias de los infundíbulos, los cuales están sujetos a diversas mutaciones, como consignaremos en su lugar al hacer un estudio detenido de los mismos.

Estos anillos están situados en las fajas transversales de la célula de Schwann; aparte de ellos existen otros situados en las proximidades de la membrana de Schwann, pegados a ella por dentro; de ello podemos convencernos por el simple examen de la figura 12. En dicha figura, la sustancia protoplásmica y mielínica se ha contraído bruscamente a causa de los fenómenos osmóticos especiales, a partir de la parte superior, dejando un amplio espacio vacío entre la membrana de Schwann y la sustan-

cia medular del tubo; los anillos del aparato de sostén, así como las trabéculas del mismo, como están situados en la célula de Schwann, han sido arrastrados, deformados y encogidos, según puede verse en C, I, E y G; en cambio, los grandes anillos D, F y H, como están situados en la membrana de Schwann, no han sufrido transformación alguna, permaneciendo *in situ*.

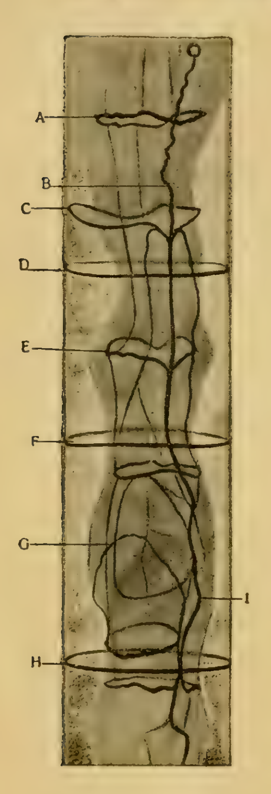


FIGURA 12

Aparato de sostén y substancia medular contraída bruscamente. B, C, I, trabéculas del armazón protoplásmico; A, G y E anillos del mismo aparato; D, F y H anillos sujetos a la envoltura tubular. *Cyprinus auratus*. línea lateral. Urano formol de Cajal. Obj. 2 mm. oc. 18. × 1700

ESTUDIO DE LOS GLOMÉRULOS. Según su posición, pueden clasificarse en tres grupos distintos:

a) Glomérulos terminales. Están formados por trabéculas secundarias, que, en vez de ramificarse y terminar libremente o anastomosándose con sus vecinas, dan lugar a unos ovillos o glomérulos, formados, al parecer, por el entrecruzamiento de una misma trabécula; a esta clase corresponde el representado en la figura 13, I. En él se ve la trabécula o trabéculas A y B, a su entrada en el ovillo, y el glomérulo C, constituído por entrecruzamiento de la trabécula o trabéculas a que antes aludíamos.

b) Glomérulos suspendidos. Están situados en las trabéculas secundarias colocadas oblicuamente en relación al cilindro-eje, y ofrecen todo el aspecto de un nido de ave pendiente del ramaje: en III se ha representado un glomérulo de esta especie, la trabécula secundaria *tr.* envía hacia abajo dos fibrillas que se envuelven y entrecruzan formando el ovillo; de este ovillo salen varias trabéculas finas como A, B, C y D, las cuales se anastomosan con sus vecinas o corren insinuándose entre ellas.

Glomérulos de paso. Así los denominamos porque establecen la unión de dos trabéculas secundarias importantes, tal como

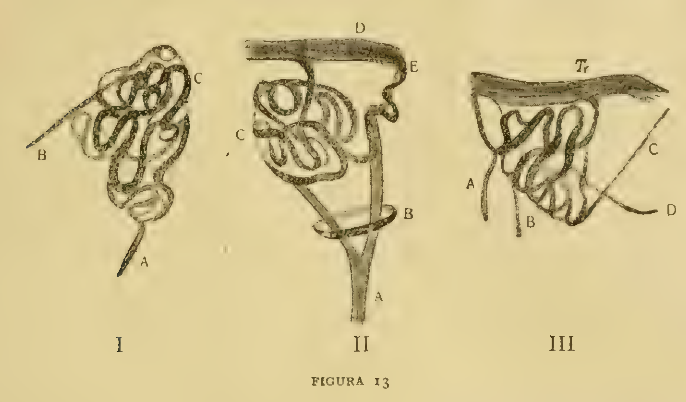


FIGURA 13

Tres tipos distintos de glomérulos del aparato de sostén impregnados con el método de Cajal al urano-formol. I, glomérulo terminal; II, glomérulo de paso; III, glomérulo suspendido. Obj. 2 mm. oc. 18. × 1700

hemos representado en II (fig. 13); la trabécula secundaria D da lugar a dos finas trabéculas; la A, a su vez, representada en la parte inferior, forma una horquilla y entre ambas se constituye el ovillo. Como detalle curioso mencionaremos el hecho de estar rodeadas por un anillo las dos trabéculas inferiores que constituyen la horquilla.

Descripción de algunas formas sencillas del aparato de sostén

Ante todo consignaremos que el esqueleto o armazón protoplásmico de la célula de Schwann exhibe distinta complicación, según el diámetro del tubo nervioso en que resida; también parece complicarse, a medida que aumenta la edad de los mismos: en las preparaciones procedentes de animales adultos hemos encontrado las formas más complicadas.

En la figura 14 hemos representado dos modalidades sencillas del esqueleto de la célula de Schwann; el residente en el tubo II está constituído por una trabécula que parte del anillo F, la cual desciende verticalmente y forma un anillo G, del cual desciende de nuevo cambiando de dirección H, y después forma un glomérulo I muy sencillo, constituído por tres trabéculas entrelazadas. Entre el anillo G y el H se observa otro de menor tamaño correctamente impregnado.

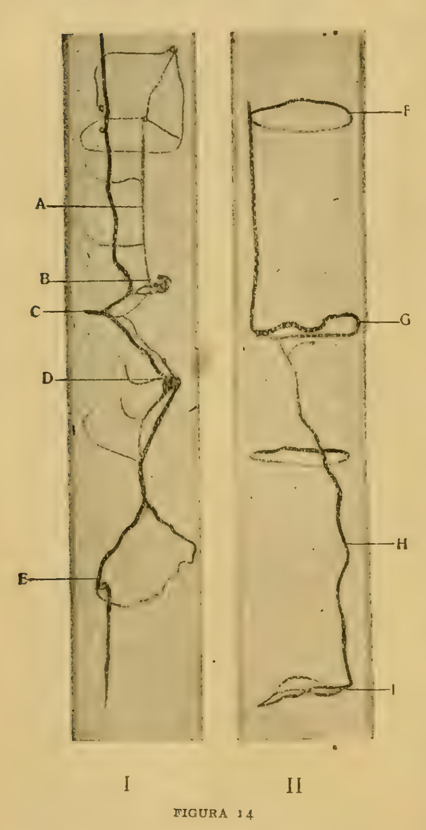


FIGURA 14

Dos tubos nerviosos que exhiben formas sencillas del aparato de sostén; C, D, E, trabécula principal; B, glomérulo; A, trabécula secundaria; F, G, H, trabécula que da lugar a anillos *Cyprinus*. Urano-formol de Cajal.

La célula de Schwann, en este caso, es muy sencilla también, y puede fácilmente adivinarse si se tiene en cuenta que las prolongaciones protoplásmicas siguen la misma dirección que las trabéculas del aparato de sostén por estar estas últimas contenidas en aquéllas. En este caso, existirán cuatro estratos transversales de espesamientos protoplásmicos, y una faja del protoplasma que los uniese todos siguiendo la dirección de la fibra vertical primero, y oblicua después, en relación al axon.

El aparato de sostén correspondiente al tubo I de la misma figura ofrece ya una mayor complicación, pues está formado por una trabécula principal y varias secundarias. La trabécula principal cambia de dirección según el trayecto del tubo recorrido; primero está colocada en

posición vertical, y luego, al llegar a B, se curva y forma una línea en zig-zag hasta constituir el anillo irregular E de la parte inferior.

Las trabéculas secundarias que salen de la principal, unas veces se originan en un anillo, como ocurre en D, y otras veces se insertan en uno de los vértices de los ángulos que forma la trabécula principal, como ocurre en C; de este punto parte una trabécula secundaria, paralelamente dirigida en relación a la anteriormente descrita, la cual se une con la trabécula principal al llegar al anillo D. La trabécula secundaria A, que sale también del punto C, torna hacia arriba, como aparece representado en II, y de ella salen otras trabéculas que se insertan perpendicularmente en ella; estas trabéculas forman espacios cuadriláteros, y muy a menudo, como ocurre en la parte superior, en sus vértices se hallan pequeñísimos anillos.

Entre B y D se encuentra un glomérulo formado por dos trabéculas tenues que se entrecruzan terminando en pequeños anillos; anillos parecidos se observan, a veces, en el mismo recorrido de las trabéculas.

La célula de Schwann alojada en el tubo I, tendría una complicación mayor que la anteriormente estudiada, pues estaría constituída por dos tiras protoplásmicas dispuestas verticalmente en la parte superior, y otra serie de bandas transversales entre los cuales aparecerían los fenestramientos de la célula conjuntiva. En la parte inferior, en D, por ejemplo, estaría situada la placa protoplásmica, y de ella partirían dos bandas transversales que en E se dispondrían en anillo dejando un gran hueco en su interior.

Descripción de algunas modalidades de aparatos de sostén más complicados

En los cordones nerviosos procedentes de peces adultos en los cuales se encuentran fibras nerviosas de gran diámetro —en algunos casos de más de 30 μ—, sobre todo si aquéllas proceden

del nervio de la línea lateral, se observan tipos de soportes o esqueletos de las células de Schwann mucho más complicados, como a continuación describimos.

Tipo ganglionar. A él corresponde el aparato I de la figura 15. En el centro se ve un espesamiento tal como aparece en C, y de él parten, como los nervios de su ganglio, las ramas superior e inferior de las trabéculas principales; la trabécula principal superior no se une al espesamiento gangliónico directamente, sino que lo hace ramificándose y abrazando al conjunto fusiforme por medio de un semianillo.

De la parte superior A sale una trabécula secundaria que se extiende hacia arriba hasta tocar el borde del infundíbulo; luego se refleja y retorna en sentido contrario, aproximándose a la parte inferior del aparato infundibular, en cuyo sitio cambia de nuevo de trayecto, y asciende pasando por el punto A de origen, se ramifica y une con otras trabéculas, dando lugar a espacios poligonales de muy variada forma.

De la trabécula principal sale en B una trabécula secundaria que se arrolla sobre sí misma simulando un zarcillo y terminando en tenue filamento. Unido a la última vuelta del zarcillo, asciende oblicuamente otra trabécula más fina, la cual llega a tocar al infundíbulo situado en la región A. Repárese cómo en el borde inferior del infundíbulo se unen cuatro trabéculas, colocadas en dirección opuesta, entre las cuales corren otras transversales, simulando una escala. Atravesando la masa ganglionar existe una trabécula dispuesta transversalmente, que no llega a constituir anillo, de la cual parten una serie de trabéculas, las cuales, unas pasan por el interior del anillo E y otras llegan a tocarle soldándose con la trabécula principal inferior D. Obsérvese también cómo el anillo E está situado en un plano equidistante de los infundíbulos C y G. La trabécula principal inferior, al descender entre el espacio interinfundibular C y F, es vertical; mas luego cambia de dirección y se ramifica dos veces, como ocurre en G.

Insertas en el anillo E, a la izquierda, se ven unas tenues trabéculas que dibujan una figura semejante a un estribo, del vértice del cual desciende una de ellas pasando por la trabécula principal hacia G, descendiendo luego al piso inferior del aparato infundibular, en donde se ramifica de nuevo anastomosándose con otras análogas. En la parte superior del infundíbulo situado en G, en F, se ve un anillo del cual parten una serie de trabéculas finas que van a soldarse con trabéculas secundarias relacionadas también con dicho anillo E. Igualmente puede verse cómo en las inmediaciones de la formación ganglionar existe otra trabécula, que sale en zig-zag, y cómo existen anillos, tales como los E y F, que ocupan la mayor parte del tubo, llegando a tocar la membrana de Schwann.

La célula de Schwann correspondiente a la modalidad del aparato que hemos tratado, presentaría la siguiente disposición:

La placa protoplásmica residiría en las proximidades de la masa ganglionar, y de ella partirían, hacia un lado y otro del tubo, dos tiras protoplásmicas superficiales densas; de ellas saldrían otras de menor categoría, recorriendo los estratos profundos del tubo, y de cuando en cuando estarían colocados espesamientos protoplásmicos transversalmente en relación al cilindroeje siguiendo la dirección de los anillos a que antes hicimos referencia.

Tipo en zig-zag recogido. El número II corresponde a otro tubo de la misma figura, cuyo aparato exhibe una estructura completamente distinta al anterior; en él la trabécula principal está interrumpida en algunos sitios al nivel de los aparatos infundibulares. En la parte inferior G aparece un anillo constituído por la trabécula principal, la cual, en su interior, se divide y ramifica dando lugar a trabéculas secundarias que fraccionan el anillo en una serie de pequeños compartimentos; la trabécula que constituye este anillo, que en su porción inferior camina en dirección oblicua, seramifica en el anillo mismo y da lugar a una trabécula H y otra F, las cuales, sin duda a causa de las manipulaciones de la

disociación, han debido desunirse de las trabéculas secundarias muy finas que aparecen en sus inmediaciones. El grupo de gra-

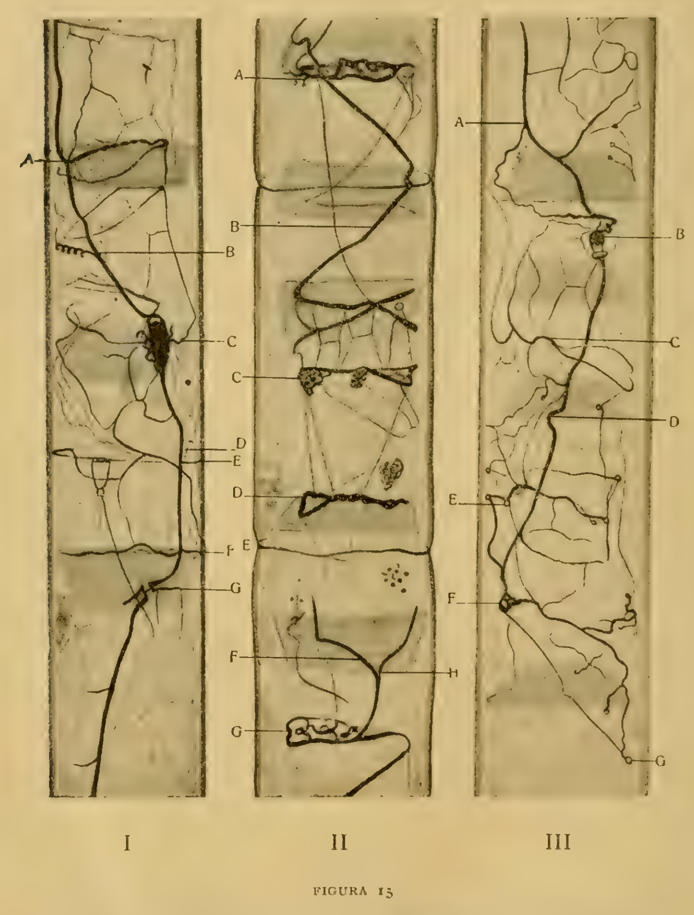


FIGURA 15

Tres tubos nerviosos de la línea lateral de *Cyprinus* mostrando tipos diversos del esqueleto protoplásmico. I, tipo ganglionar; II, tipo en zig-zag recogido; III, tipo en zig-zag difuso. Urano-formol de Cajal. Obj. 2 mm. oc. 18. × 1700

nulaciones que debajo del anillo E existe, debe corresponder, sin duda, a algún glomérulo análogo a los representados en la parte superior del dibujo.

En el estrato superior infundibular se observa en D, sobre el

embudo, una trabécula doblada en V, cuyas vueltas están retorcidas; paralelamente a ésta se observa otra trabécula con glomérulos suspendidos, como el señalado en C, y entre ambos, relacionándolos, se perciben un conjunto de finas trabéculas más o menos inclinadas. Repárese también cómo de la parte superior de la trabécula D parte un fino filamento, dando lugar a un glomérulo terminal de forma ovoidea.

En la parte superior del mismo tubo nervioso puede verse la trabécula principal B, colocada simétricamente con relación a un anillo que establece la deformación de la envoltura de Schwann; la rama superior se suelda al anillo A, el cual, por otra parte, tiene idéntica morfología que el G antes descrito; dicha rama de la trabécula principal es indivisa, pues las tenues trabéculas con ella relacionadas tienen su origen en los anillos próximos A y G a que antes nos hemos referido; en el espacio comprendido entre B y C se nota otra trabécula cruzada con ella, en forma de X, y entre ambas se mantienen relaciones por finas trabéculas de inferior categoría.

La célula de Schwann, en el caso del tubo II, tendría la siguiente morfología: una gruesa banda protoplásmica dispuesta en zig-zag, y una serie de espesamientos protoplásmicos situados en los anillos, y entre ambos una porción de fenestramientos protoplásmicos, más o menos grandes, según el espacio que dejan las redes poligonales, constituídas por las trabéculas del esqueleto protoplásmico.

Tipo en zig-zag difuso. El aparato correspondiente al tubo III presenta una modalidad del armazón sumamente interesante; la trabécula principal describe una línea en zig-zag, pero los ángulos son muy obtusos, bastante más amplios que los de la figura anterior; la trabécula principal da una secundaria que parte de A, la cual se pone en relación con el glomérulo de paso B; en el trayecto comprendido entre A y B da una rama que asciende oblicuamente, relacionándose con otras trabéculas secundarias que constituyen anillos o polígonos.

El marcado con B es un glomérulo de *paso;* está formado, de una parte, por la trabécula principal y su ramificación que parte de A, las cuales se mezclan en el pelotón esférico que constituye el glomérulo, y de él salen dos trabéculas que se reúnen de nuevo, dando lugar a la trabécula principal que corre oblicuamente hacia abajo. Detalle interesante: abrazando a las dos trabéculas que salen del aparato glomerular existe un delicadísimo anillo.

En el piso inferior intundibular se ve una trabécula secundaria C, en dirección perpendicular a la principal, la cual se ramifica, dando ramas ascendentes que van a unirse en parte con la rama superior de la trabécula principal, y en parte con otras trabéculas secundarias, las cuales envían ramas que descienden al piso inferior. En el sitio D, en donde la trabécula principal forma un pequeño semianillo, se observa un corto número de trabéculas secundarias, que se anastomosan y entrecruzan, disponiéndose en su mayor parte en dirección oblicua a la izquierda de la figura, y paralelamente a la derecha; todo ello en el espacio infrainfundibular D. Repárese también cómo en los vértices de las figuras poligonales existen o pequeños anillos o gránulos.

La trabécula secundaria E, que está dispuesta de análogo modo que la ya descrita C, es decir, en dirección perpendicular a la trabécula principal, se divide y ramifica, dando lugar a espacios poligonales, muchos de ellos cuadriláteros, y por fin se une con la trabécula principal en el glomérulo F, del que a su vez parten ramas que van a converger al anillo G; en el trayecto comprendido entre F y G, la trabécula principal se adelgaza notablemente, y de ella salen varias ramas que suelen rematar en un anillo.

En el caso del tubo III, la célula de Schwann presentaría varios espesamientos protoplásmicos en B y F, de los cuales saldrían, a modo de prolongaciones, varias cintas protoplásmicas dispuestas transversalmente, siguiendo la dirección de las trabéculas E y C, y uniéndolas existirían tractus protoplásmicos, los

cuales constituirían multitud de fenestramientos protoplásmicos, cuadrangulares o redondeados.

Tipos escalariformes. En la figura 16 están representadas formas de aparatos de sostén, mucho más complicadas que las anteriormente descritas, debido al gran desarrollo que en las mismas llegan a adquirir las trabéculas secundarias.

En el tubo nervioso señalado con el número I, la trabécula principal cambia ligeramente de posición, y recorre la fibra por un plano superficial, según el trayecto A, D, E, F; frente a ella y a la izquierda se origina una trabécula secundaria dispuesta de análoga manera que la anterior, de la cual salen una serie de trabéculas dispuestas como los peldaños de una escala; lo mismo de la principal que de las secundarias salen numerosas ramas que invaden las zonas profundas del tubo, disponiéndose oblicuamente en relación al axon.

Las trabéculas secundarias transversales, unas veces como las situadas en F y C, D, están colocadas en las proximidades de los infundíbulos, y otras, como pasa en la situada en B, están bastante distanciadas de ellos. Las tenues trabéculas que corren entre las anteriores se entrecruzan y anastomasan como siempre, dando lugar a redes poligonales que se disponen invadiendo toda la masa mielínica. Como detalle interesante en esta fibra, puede consignarse la carencia de glomérulos.

La célula de Schwann, en este caso, adoptaría la siguiente disposición: una tira protoplásmica orientada, según la dirección A, D, E, F de la trabécula principal, y otra faja protoplásmica a ella análoga, dispuesta, según la dirección B C de la trabécula secundaria, y entre ambas, tractus protoplásmicos colocados en B, C y F, de los cuales partirían filamentos protoplásmicos, dando lugar, por su entrecruzamiento y soldadura, a los fenestramientos protoplásmicos. La placa protoplásmica estaría situada entre dos trabéculas transversales; las trabéculas gruesas están situadas en el piso superior de Nemiloff, y las finas en la zona intermedia.

El aparato de sostén, correspondiente al tubo II, es una forma que exhibe una mayor complicación que la anterior, aunque responde al mismo tipo morfológico, debido al gran desarrollo

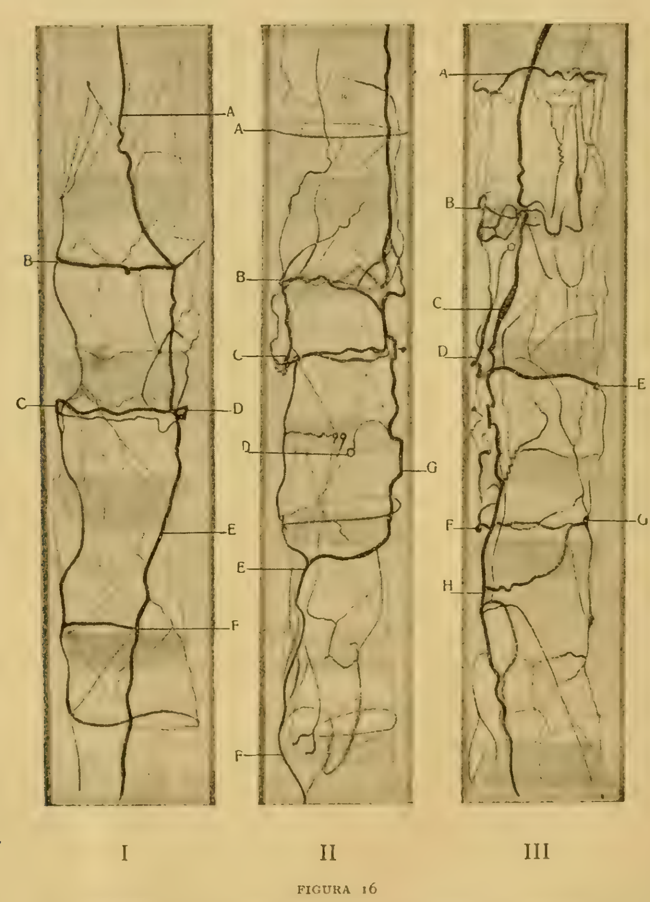


FIGURA 16

Formas extraordinariamente complicadas del esqueleto protoplásmico de la célula de Schwann. I, II y III, tipos escalariformes. Tubos nerviosos de la línea lateral de *Cyprinus auratus*. Urano-formol de Cajal. Obj. 2 mm. oc. 18. × 1700

que alcanzan las trabéculas secundarias y las de menor orden. La trabécula principal G corre muy próxima a la membrana de Schwann; tanto, que entre ella y la citada trabécula no se des-

arrollan otras de menor categoría. La trabécula principal corre verticalmente primero, y luego se divide dando dos ramas: una de ellas va siguiendo el trayecto del infundíbulo B, y otra rama G, sinuosa, que cambia de dirección al llegar a E, pasando al otro lado del tubo nervioso; las trabéculas secundarias que se reunen en B y C, formando un conjunto dispuesto en forma de D, dan ramas que van hacia arriba, llegando, alguna que otra, a atravesar el anillo A; estas finas trabéculas discurren por el estrato intermedio de Nemiloff.

La trabécula secundaria C está situada equidistante de los infundíbulos; de ella parte una rama hacia abajo, situada a la izquierda del tubo, de la cual, a su vez, salen un conjunto de ellas, algunas en dirección perpendicular, como la situada en las inmediaciones del anillo D, la cual mantiene relaciones con otras trabéculas más finas que terminan en anillos, de los cuales parten, a su vez, finos hilos del aparato de sostén, que entrecruzándose en un punto próximo forman un haz; parte de estas trabéculas corren verticalmente en la porción inferior del tubo entre E y F, guardando relaciones estrechas con la trabécula principal E F. En la misma figura II puede observarse cómo en las proximidades de F termina una trabécula dividiéndose en U, y también de qué manera dibujan curvas irregulares en la región inferior de la figura.

Por lo demás, todas estas finas trabéculas discurren por zonas profundas del tubo, y están situadas en las prolongaciones protoplásmicas de la célula de Schwann, pertenecientes al piso intermedio de Nemiloff. Dicha célula, en este caso, presentaría una gran faja superficial; vertical primero, como al atravesar el anillo A, luego sinuosa hasta G, y luego describiría una curva cambiando de dirección y pasando al lado contrario del tubo; paralela a esta tira correría otra, situada también en el estrato superficial, debajo de la membrana de Schwann, que se espesaría, dando lugar a tiras transversales, colocadas a modo de anillos en las direcciones marcadas por las trabéculas más arriba descritas.

El tubo III, de la misma figura, muestra un esqueleto protoplásmico, parecido al anteriormente descrito; aquí la trabécula principal, superficial, discurre por la izquierda de la fibra, y de ella salen numerosas trabéculas secundarias dispuestas de mil modos; unas se entrecruzan en un mismo sitio, dando lugar a un gran glomérulo, como acontece en B; otras corren en dirección perpendicular al cilindroeje por las proximidades de los infundíbulos, y de ellas salen numerosas trabéculas de inferior categoría, que unen aquéllas entre sí, algunas de las cuales convergen en un punto común, como pasa en G y E.

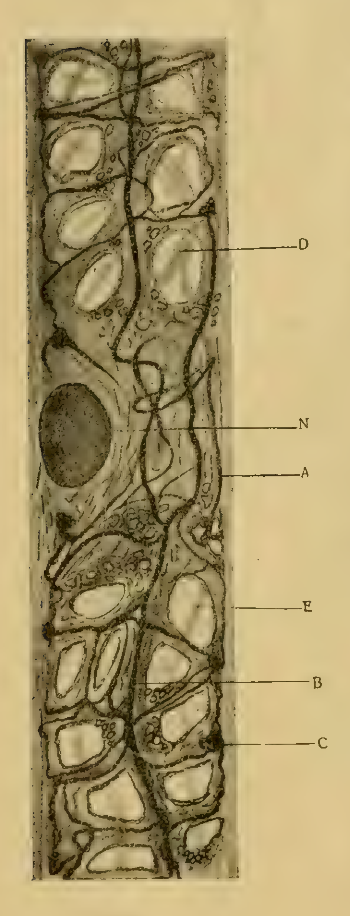


FIGURA 17

Placa protoplásmica y prolongaciones de la célula de Schwann mostrando su armazón protoplásmico. A y B, trabéculas; C, glomérulo; D y E, espacios fenestrados; N, núcleo.

Obsérvese cómo la trabécula principal se dilata en algunos puntos, como en C, y cómo parten de ella, a veces en sitios muy próximos, dos trabéculas que caminan en contraria dirección, tal como se ve en H; también merece consignarse la disposición vertical de muchas finas trabéculas, así como la existencia de trabéculas importantes que corren entre la principal, situada a la izquierda de la figura, y la envoltura tubular, tal como las dibujadas en D y E.

La célula de Schwann, en el caso presente, adoptaría una disposición análoga a la anteriormente descrita; sólo que los fenes-

tramientos protoplásmicos serían en mayor número, debido a la gran variedad de trabéculas secundarias que dibujan múltiples espacios poligonales.

Como resumen a todo lo dicho sobre el aparato de sostén de la célula conjuntiva tubular, colocamos las siguientes figuras teóricas, que representan: una, la disposición de la célula de Schwann, con su armazón en las proximidades del núcleo (placa protoplásmica de Cajal), y otra la disposición de ambas cosas al nivel de una estrangulación de Ranvier. Por lo demás, estas figuras pueden considerarse como reales, ya que con la modificación que hemos introducido en el método de Cajal al urano, se logran imágenes de la célula tubular y de su armazón, y se puede ver cómo el esqueleto protoplásmico está incluído en la célula conjuntiva.

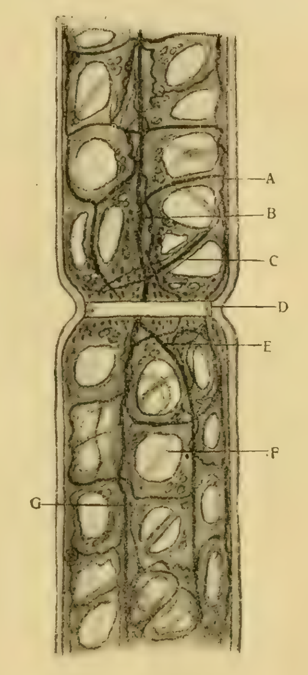


FIGURA 18

Disposición de la célula de Schwann y de su armazón protoplásmico al nivel de una estrangulación de Ranvier. B, G, y E, trabéculas, alguna de las cuales atraviesa el anillo de la estrangulación D; F, fenestramiento protoplásmico.

En la figura 17, alrededor del núcleo, se ve una gran porción de protoplasma, de la cual parten cierto número de prolongaciones, provistas de su soporte correspondiente como en B; en los vértices de los espacios poligonales están colocados los glomérulos C; las trabéculas profundas E, muestran de análoga manera su esqueleto. En la figura 18 se ve la disposición que adopta la célula de Schwann en las estrangulaciones de Ranvier; según han demostrado Nemiloff (1908) y Cajal (1912), la célula conjuntiva se interrumpe en los espacios estrangulados, terminando en fondo de dedal, mas el armazón pasa por el anillo de Ranvier, tanto en

sus porciones superficiales (las grandes trabéculas B, E de la figura), como en las profundas (las trabéculas peri-axónicas, de que más atrás hemos hablado).

La complicación del aparato hace muy difícil, por no decir imposible, obtener en una sola preparación imágenes completas de él; por eso se hace necesario observar gran número de fibras en las que aparezcan, con especialidad, tal o cual detalle del mismo; en unas, salen las trabéculas que abrazan estrechamente al axon; en otras aparecen, casi con exclusión de todo otro detalle, las superficiales e intermedias; en otras, se impregnan los infundíbulos y el sistema de anillos y tal o cual trabécula principal, uniéndolos; y esto, que pudiera ser juzgado como inconveniente, es una gran ventaja, porque así se polariza la atención en un solo detalle de la preparación, permitiéndonos hacer una crítica severa de la misma; después de estudiadas cierto número de preparaciones, podemos reconstruir una imagen sintética que sea como el resumen de todas las observaciones efectuadas, y que nos dé una idea exacta del conjunto del aparato.

III. El aparato de Golgi de la célula de Schwann

El aparato de Golgi, que en estos últimos años ha sido objeto preferente de estudio por parte de gran número de histólogos, ha sido señalado por vez primera en los tubos nerviosos, por el maestro Cajal (1912), que le descubrió en las fibras nerviosas del ciático del conejo joven, ayudado de su método del urano-formol (1).

(1) Algunos de estos detalles están tomados de nuestro trabajo «El aparato endocelular de Golgi, de las células nerviosas y neuróglicas del núcleo del techo del cerebelo». *Bol. de la R. Socied. española de H.ª Natural*, 1915.

Dicho aparato, en sentir de Cajal, debe estimarse como factor anatómico constante del protoplasma de todas las células vivas, así embrionarias como adultas, separándose perfectamente por sus propiedades químicas, forma y evolución de las mitocondrias y demás organitos integrantes de la céiula.

Desde que Golgi dió las primeras noticias del órgano reticular, en las células nerviosas ganglionares de los mamíferos (1898), hasta hoy un sinnúmero de investigaciones han versado sobre el mismo tema, y si bien se ha avanzado bastante en el conocimiento de la morfología del mismo, no acontece otro tanto respecto a su fisiología, por cuanto puede decirse que apenas tenemos datos positivos sobre el papel fisiológico encomendado a tan singular formación protoplásmica. Sabemos, no obstante, que, durante la mitosis, las trabéculas en que se disocia sufren ciertos cambios, dando lugar al fenómeno de la dictioquinesis (Perroncito, Deineka, Fañanás); que la sustancia que le forma es muy ávida de las sales de plata y del ácido ósmico; que en las glándulas de los animales, sometidos a diversas sustancias tóxicas, se destruye (Battistesa, Cajal, etc.); que en el embrión tiene ya una orientación determinada, que se conserva en el adulto si las células no han sufrido emigraciones (Cajal); que cuando la célula tiene que verificar un proceso de síntesis química pujante, se hipertrofia (Cajal) y, finalmente, que en determinados procesos degenerativos y enfermedades, se destruye (Cajal, Marcora, Tello, Sangeorgi, Fañanás, Verson, Río Hortega, Savagnoni, etc.).

En sentir de Cajal, en el estado actual de la ciencia, resulta aventurado el empeño de puntualizar la especie de actividad fisiológica encomendada al aparato de Golgi; parece, en todo caso, indudable, según han sugerido muchos autores, que dicha actividad atañe a la esfera nutritiva, quizás al orden de las transformaciones energéticas. El ánimo se siente arrastrado a conjeturar que allí se elabora una materia cuyas propiedades químicas no son tan sólo indispensables a las actuaciones profesiona-

les de la célula, sino al proceso de asimilación y crecimiento protoplásmicos.

No podemos entrar en detalles sobre los trabajos que hacen referencia al aparato de Golgi, que nosotros hemos encontrado en los tubos nerviosos de los peces, gracias al empleo de la última fórmula dada por Cajal para su método del urano-formol; es muy importante, a nuestro modo de ver, el neutralizar el formol del fijador, pues empleando el comercial, no hemos logrado ni una sola preparación de dicho aparato. Por lo demás, no se obtienen preparaciones con mucha constancia, porque aun teniendo menos de doce horas los nervios en el fijador, como aconseja Cajal, tiende a salir el esqueleto protoplásmico; en todo caso, es condición precisa, para el buen éxito de la empresa, fraccionar groseramente los nervios con las agujas, con el fin de que el fijador, que debe obrar sólo unas ocho horas, penetre fácilmente en la intimidad de los tubos nerviosos.



FIGURA 19

Aparatos de Golgi de las células de Schwann de fibras nerviosas procedentes de la línea lateral de *Cyprinus*. Urano formol de Cajal; A y C, formas amplias; B, tipo fusiforme; D, forma recogida.

El aparato de Golgi, por nosotros encontrado, presenta alguna diferencia, con el descrito por Cajal, en los nervios de los mamíferos; en primer lugar, en nuestras preparaciones de *Cyprinus* es más recogido, no exhibe esas prolongaciones paralelamente dirigidas hacia una región y

otra del núcleo, y además está constituído por un número muy limitado de trabéculas; muy a menudo se observa en él su posición excéntrica, en relación, sin duda, con el núcleo de la célula de Schwann, al cual tiende a envolver.

Como los núcleos varían mucho de forma, el aparato de Golgi sufre también importantes cambios, respecto a este particular: así, en las células de Schwann que ofrecen un núcleo redondeado, como ocurre en D (fig. 19), las trabéculas del aparato son muy cortas, y a menudo se disponen en forma de semianillo; en el punto de unión de las trabéculas existen ciertas porciones dilatadas o nudos, muy enérgicamente impregnados.

Se observa también que el aparato de Golgi está tanto más desarrollado cuanto mayor sea el espacio ocupado por la placa protoplásmica de la célula de Schwann; cuando el núcleo de la célula tubular es excéntrico, como acontece de ordinario, y está aplicado fuertemente a la membrana exterior, en el sitio comprendido entre él y aquélla, está interrumpido el aparato de Golgi, rodeando en este caso incompletamente al núcleo, como se ve en algunos dibujos de la figura adjunta.

Los aparatos representados en A y C, corresponden a células provistas de núcleo amplio, probablemente cuadrilátero; en ambos se observan las trabéculas longitudinales, relativamente escasas, disponiéndose en torno del núcleo, menos en aquellos parajes en que el protoplasma es muy escaso o nulo a consecuencia de la excentricidad del núcleo, a que antes hemos hecho referencia. El aparato C muestra trabéculas fusiformes, y entre ellas ciertas granulaciones. El aparato correspondiente al tubo dibujado en B es fusiforme, y sus trabéculas están acumuladas particularmente en la región superior e inferior del núcleo.

IV. Estudio del condrioma de la célula de Schwann

Los histólogos que se han ocupado del estudio de la célula de Schwann, poco o nada nos dicen de la disposición del con-

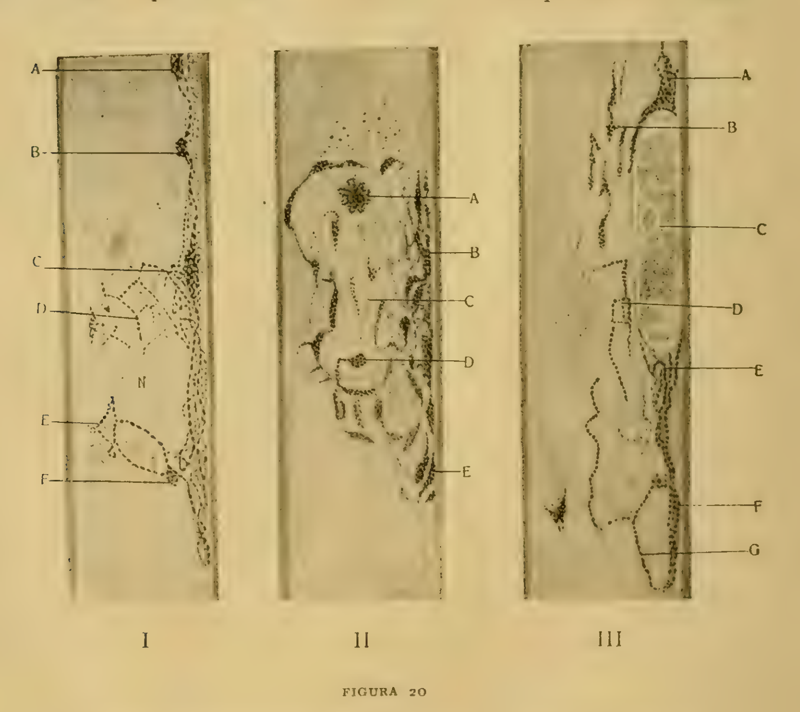


FIGURA 20

Tres tubos nerviosos mostrando las mitocondrias de la célula de Schwann en la zona perinuclear. I, tubo nervioso en el cual los hilos mitocondriales dan lugar a elegantes retículos; II, pequeños acúmulos mitocondriales; III, mitocondrias formando largos hilos. Método de Achúcarro; *Cyprinus auratus*. Obj. 2 mm. oc. 18. × 1700

drioma en la citada célula, y como las mitocondrias se han descrito en todas las células que se han estudiado con métodos selectivos, sospechando nosotros su existencia en la célula conjuntiva tubular, aplicamos, con gran insistencia, el método de

Achúcarro, que en manos de su autor, Tello, Río-Hortega, García Banús, etc., ha dado resultados admirables para la demostración de las citadas granulaciones protoplásmicas.

Con auxilio del método de Achúcarro, a los primeros ensayos realizados, obtuvimos imágenes del condrioma sumamente interesantes.

Las mitocondrias de la célula de Schwann pertenecen al grupo de los condriomitos, y los hilos en que se disponen los citados gránulos son tan abundantes y están tan desarrollados en la placa protoplásmica, en torno del núcleo, que, vistos con poco aumento y sin gran detenimiento, podrían confundirse con el aparato de Golgi.

Para hacer un estudio detenido de tan importantes formaciones, distinguiremos, ante todo, las mitocondrias de la placa protoplásmica, de las que yacen en sus prolongaciones, por afectar distinta disposición.

En la zona protoplásmica perinuclear se encuentran gran número de tipos, y puede decirse que cada célula de Schwann exhibe el suyo característico; la forma particular del condrioma en la placa protoplásmica, parece estar ligada, en primer término, a la forma adoptada por el núcleo de la célula de Schwann.

Nosotros no pretendemos describir, una por una, todas las modalidades con que los condriomitos se presentan en los tubos nerviosos de los peces; únicamente describiremos algunos tipos a los cuales podrán referirse, más o menos directamente, todos los demás.

En la figura 20 se han representado tres tipos diferentes para dar una idea de la disposición del condrioma en la placa protoplásmica. El I, muestra en torno del núcleo una serie de filamentos mitocondriales que dibujan, entrecruzándose y anastomosándose, mallas elegantes, como acontece en las regiones D y E; se notan también pequeños glomérulos o acúmulos mitocondriales, adoptando una disposición fusiforme como en F, o en un conjunto o masa irregular al modo de las que se han re-

presentado en A, B y C. Es muy interesante la disposición adoptada por las mitocondrias en la gran faja longitudinal que corre en el trayecto comprendido entre A y C; en este espacio se sorprenden pequeños hilos, muy tenues, de las citadas granulaciones que corren por las regiones algo profundas de la célula conjuntiva tubular. En la misma figura se puede observar también cómo los hilos mitocondriales no rodean completamente al núcleo, y de qué manera algunos dispuestos verticalmente, se doblan y dirigen hacia arriba mezclándose con otros análogos.

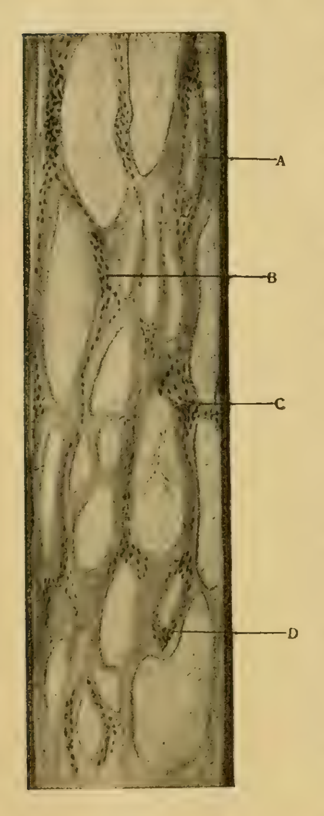


FIGURA 21

Mitocondrias de las prolongaciones de la célula de Schwann. A, B, C y D, hilos y acúmulos de mitocondrias. *Cyprinus auratus;* método de Achúcarro. Obj. 2 mm. oc. 18. × 1700

Las mitocondrias pertenecientes al tubo II, se hallan dispuestas formando pequeños acúmulos y ordenadas en fajas que dibujan curvas irregulares; el condrioma invade toda la placa protoplásmica sin que se adivine el lugar del núcleo, por estar éste situado algo profundo. Desde luego llama la atención la aglomeración de las mitocondrias en la parte superior A de la figura, en donde algunas de ellas se disponen a modo de estrella, y la disposición, en su mayor parte vertical, que adoptan los conglomerados fusiformes, tal como puede apreciarse en los dibujados en B y E; entre estos acúmulos se advierten hilos formados de una sola fila de mitocondrias, como el que se encuentra en C, en la porción central de la placa protoplásmica.

Mientras el tipo representado en I responde a una modali-

dad constituída por tubos mitocondriales y acúmulos mezclados, y el II a otra, formada en su mayoría de acúmulos de mitocondrias, el representado en III, de que ahora vamos a ocuparnos, está constituído por condriomitos, pues los acúmulos que se observan en A, E y F resultan del entrecruzamiento de aquéllos, según diversas direcciones.

En el tubo III, como el núcleo es excéntrico y está aplicado contra la envoltura de Schwann, a la derecha del mismo no aparecen condriomitos por no existir protoplasma en dicha región. Se observan a la izquierda los condriomitos, en su mayoría orientados longitudinalmente, y bastante distanciados entre sí unos de otros; los cordones A y E, situados en la parte superior e inferior del núcleo, resultan del entrecruzamiento de varios condriomitos, según más atrás hemos consignado. Repárese en la misma figura de qué manera en algunos sitios los condriomitos se disponen en círculos o pequeños cuadriláteros, como acontece en el representado en D.

De la observación de estas tres figuras resalta un hecho: la tendencia del condrioma a concentrarse particularmente en la zona estrecha del protoplasma, comprendida entre el núcleo y la membrana de Schwann, cuando aquél es excéntrico.

En la figura 21 hemos representado el condrioma de las prolongaciones de la célula conjuntiva que aparece con gran corrección con el método de Achúcarro en las preparaciones de nervios raquídeos de *Cyprinus*, precisamente cuando empieza a esbozarse el contorno de la célula de Schwann.

Estos condriomitos se impregnan en análogas condiciones que los situados en la placa protoplásmica, de los cuales sólo difieren por su situación; yacen dispuestos en bandas o cordones en las tiras de la célula tubular, tal como hemos representado en A, B, C y D de la figura 21.

CUARTA PARTE

Estudio de la mielina

Antes de dar a conocer los resultados obtenidos en nuestras investigaciones, creemos oportuno exponer las diversas concepciones reinantes sobre el forro de mielina y las disposiciones particulares en él observadas; y como dichas hipótesis han sido resumidas por el maestro Cajal en su obra magistral sobre la *Degeneración y regeneración del sistema nervioso* (1913), a dicho resumen nos atenemos, en la seguridad de que no es posible hacer, con menos palabras, otra síntesis de las hipótesis reinantes en donde con mayor exactitud se den a conocer las distintas opiniones formuladas.

Las principales concepciones para interpretar las imágenes obtenidas en la mielina con distintos procedimientos, las agrupa Cajal del modo siguiente:

1.ª «La mielina reside en un esqueleto grosero, formado por trabéculas recias, anastomosadas, en cuyos espacios redondeados se aloja la substancia lipoide. Estas redes proteicas, ya vistas hace tiempo por Lantermann, mejor estudiadas por Ewald y Kühne por el método de las digestiones artificiales (neurokeratina de estos autores), son, generalmente, consideradas como un efecto combinado de la descomposición *post mortem* de la mielina y de la sustracción, mediante el alcohol, de las materias lipoides que contiene el forro medular.

Esta interpretación explica bien la gran variedad de aspectos ofrecidos por la red de neurokeratina, según los fijadores empleados, y la imposibilidad de reconocerla en el vivo, así como en los tubos bien fijados por el ácido ósmico.

El carácter artificial de las redes de mielina ha sido defendido por Ranvier, Gad, Heizmans, Engelmann, Gerlach, Weber, Walstein, Hesse, Boveri, Büngner, Landowsky, Stroebe, Capparelli, Nageotte, etc. Votan en pro de su preexistencia en el tubo viviente: Chittenden, Leydig, Joseph, Schiefferdecker, Gedoelst, Bolton, Pertik, Kaplan, Hatai, Rebozzi, etc. Este último sabio, que ha consagrado un buen trabajo al análisis de la mielina, fúndase, para admitir la preexistencia de las citadas redes, en la constancia de su coloración con diversidad de métodos, incluso el del nitrato de plata (aplicado según proceder especial que recuerda el de Jajersztajn), y en la desemejanza existente el espongioplasma impregnado por la plata y el retículo obtenido por desengrase.

2.ª La mielina consta de dos factores preexistentes: 1.º De un espongioplasma proteico comparable, si no idéntico, al señalado en el protoplasma de la célula de Schwann, con el cual, en todo caso, se continúa; y 2.º De huecos redondeados, en donde se albergan las gotas de mielina. Dicho espongioplasma coloréase por la tionina y otros reactivos, previa fijación en el líquido de Orth, etc., y se compone de trabéculas acintadas, gruesas, que, desde la membrana de Schwann, convergen hacia el axón, en donde se insertan. Dentro de sus mallas, formando una o dos series, alójanse las gotas grasientas, las cuales representan una inclusión en el seno del protoplasma. En fin, el citado sistema trabecular, con sus inclusiones lipoides, pertenece a la célula de Schwann, con la cual se hallan en continuación. A la objeción de que el espongioplasma en cuestión no es otra cosa que la red de neurokeratina de Ewald y Kühne, contestan los sostenedores de la teoría reticular que las trabéculas del retículo descrito por Lantermann, y Ewald y Kühne, son mucho más finas, y carecen

de carácter laminar o esponjoso. Con ligeras variantes, este dictamen ha sido sostenido en estos últimos tiempos por Kaplan, Durk, y, sobre todo, y con gran copia de observaciones y argumentos, por Doinikow y Nemiloff. Este último autor no vacila en designar los corpúsculos de Schwann como *células de mielina*, por entender que las gotas lipoides se contienen en el espongioplasma de las mismas. No obstante las observaciones valiosas en que se apoya esta teoría, sus defensores no han logrado demostrar aún la preexistencia en vivo del citado espongioplasma, ni su continuidad con el protoplasma de la célula de Schwann.

3.ª La mielina constituye un anejo del axon, y representa, por tanto, un órgano completamente extraño a la célula de Schwann, de la cual aparece perfectamente limitado en los preparados bien fijados y teñidos. Varios autores defienden esta doctrina, que ha encontrado recientemente en el profesor Nageotte un brillante campeón. Aparte los resultados del examen objetivo, esta hipótesis lleva a las otras la ventaja de armonizar con el hecho notorio de carecer los tubos nerviosos centrales de células de Schwann.

Para Nageotte, la mielina no constituye mero producto de secreción del axón, sino un segmento de protoplasma vivo, dentro del cual residirían varias partes de diverso valor fisiológico: *a) Condriocontes* o unidades vivientes, entrevistas por varios autores, y caracterizadas por su forma bacilar, teñirse en las soluciones débiles de ácido ósmico, y tomar la hematoxilina ferruginosa, previa fijación en bicromato potásico acetificado. Tales organitos dispónense de manera radial, entrecruzándose en su camino, y convergen en el axón, en donde se insertan al modo de los radios de una rueda en su eje. Periféricamente, acaban bajo la célula de Schwann; *b) Substancias lipoides*, ennegrecibles por el ácido ósmico, reunidas en láminas concéntricas, y alojadas en los espacios mediantes entre los condriocontes, o bastoncitos radiados. Estas materias representan un deutoplasma elaborado por las citadas unidades vivientes.

En cuanto a las redes que Lantermann, Ewald y Kühne, Hunger, Joseph, Gedoelst, etc., señalan en la mielina desengrasada, no serían otra cosa que el resultado de la fusión anormal y metamorfosis de los condriocontes. Artificiales serían también las gotas esféricas de mielina, así como el espongioplasma descrito por Kaplan, Dürk, Rebozzi, Hatai, Doinikow y otros. En cuanto a la función de las láminas lipoides residentes en la mielina (que alternan con zonas de substancias proteicas), Nageotte la compara con la de un condensador eléctrico.»

Los métodos empleados por nosotros arrojan alguna luz sobre tan complejos problemas; admitimos, con algunos fisiólogos e histólogos, que la mielina es líquida, y que se halla dispuesta en hojas concéntricas en torno al axon; entre el cilindroeje y el forro de mielina no existe capa alguna (membrana de Mauthner de los autores), sino que el axon está rodeado de una substancia flúida. Que la mielina está dispuesta en láminas delgadas, es un hecho indudable, gracias a la separación de dichas láminas en las cisuras de Lantermann, en donde forma elegantes figuras, como ha estudiado Pertik (1881). Estas láminas son bastante numerosas, y están dispuestas de tal manera, que quedan descompuestas en pequeños prismas; es decir, en formas geométricas, y como, por otra parte, la mielina es birrefringente, se impone admitir su estructura cristalina; es decir, suponerla formada por cristales líquidos. Se admite también (Nageotte) que la mielina líquida está en disolución en otro lipoide que la da su consistencia flúida, y que es muy fácilmente robado por el alcohol caliente.

La red de neuroqueratina

A un naturalista ilustre, el Dr. Gedoelst, discípulo de Carnoy, debemos los más importantes detalles de la red neuroqueratínica; el procedimiento clásico para estudiarla es el de someter

los nervios a una mezcla de alcohol y éter; sin embargo, por otros procedimientos se logran imágenes del citado retículo: nosotros hemos obtenido algunas preparaciones por el método de Achúcarro; esta red sale, sobre todo, cuando los cortes han sufrido una fuerte elevación de temperatura. La red por nosotros obtenida se asemeja mucho a los retículos descritos y dibujados por Gedoelst, y discrepa en absoluto de las imágenes obtenidas por Nemiloff.

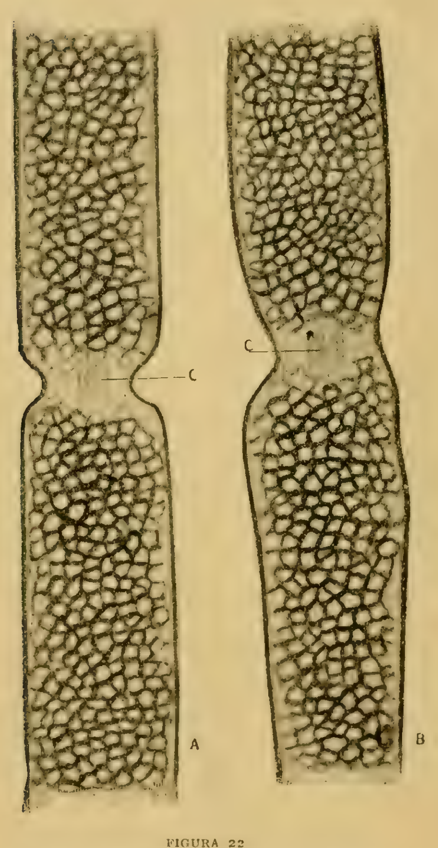


FIGURA 22
Red de neuroqueratina de los tubos nerviosos de *Cyprinus;* C, axon. Método de Achúcarro.

Dicho retículo está formado por una serie de mallas que invaden toda la substancia mielínica, como puede observarse enfocando en distintos planos el tubo nervioso; las trabéculas que constituyen la red de neuroqueratina, dibujan pequeños espacios, triangulares o cuadriláteros en la mayoría de los casos, y muestran una disposición homogénea, sin rastro de diferenciación, por lo cual no podemos admitir las ideas de Nageotte, que supone que en dicha red se hallan aglutinadas las mitocondrias. Observando el retículo de la figura 22 y los dibujos de la célula de Schwann, de Nemiloff, se echa de ver en seguida que son dos formaciones extrañas, y que no son superponibles en

modo alguno, por lo cual no podemos admitir las ideas del histólogo ruso, que supone la citada red en continuidad con el protoplasma de la célula de Schwann; ya hemos consignado más atrás nuestra sospechas de que el retículo observado por Nemiloff sea una imagen incompleta de nuestro aparato de sostén, que al nivel de las estrangulaciones de Ranvier, aparecería teñido con el procedimiento usado por el histólogo ruso. Respecto a la cuestión de si el citado retículo es un producto artificial o una formación preexistente, yo me inclino a esta última opinión, fundándome principalmente en la disposición tan regular con que la citada red se presenta en nuestras preparaciones, y en la analogía tan grande con que aparece al usar métodos sumamente variados para teñirla o impregnarla.

Tampoco podemos admitir las ideas de Nageotte sobre lo que dicho sabio llama protoplasma de la mielina, y nos fundamos, sobre todo, en los resultados obtenidos con el método de Achúcarro. Por más ensayos que con dicho procedimiento hemos realizado en los tubos nerviosos de los peces, jamás hemos obtenido imágenes de los condriocontes, tal como dice Nageotte a pesar de la superioridad del método de Achúcarro sobre los empleados por el sabio francés para el estudio de las formaciones mitocondriales; tampoco el doctor del Río Hortega, con su método, que puede calificarse de ultraselectivo para el codrioma, ha observado nada parecido en las preparaciones de tubos nerviosos, apareciendo en cambio, muy bien teñida la mielina, que destaca con notoria claridad.

Las ideas de Nageotte también pugnan contra lo que sabemos de la célula de Schwann; si realmente el protoplasma de la mielina, en donde está contenido el condrioma, es continuación del protoplasma de la célula de Schwann, ¿por qué al teñir o impregnar aquélla con los métodos selectivos que se han estudiado no aparecen las bandas del protoplasma mielínico adoptando esas disposiciones que dibujan formas geométricas en torno del axon, tal como las describe y dibuja Nageotte?

Sin embargo, nosotros no negamos que el sabio francés haya visto esos círculos concéntricos y esas bandas o estrías que en el forro de mielina dibuja, y que reproducimos en la figura 23; estas figuras, para nosotros, no representan otra cosa sino el cemento aislador de los prisma mielínicos que, con los métodos empleados por Nageotte, aparece coloreado con gran corrección; por lo demás, la separación de los prismas o láminas mielínicas en el vivo, es admitido por algunos autores que se han ocupado de la textura de los tubos nerviosos, por el sabio francés entre ellos.



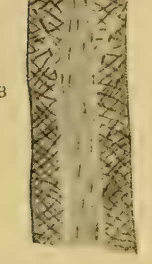


FIGURA 23

A, sección transversal de un tubo nervioso; B, sección longitudinal. Según un dibujo de Nageotte

Límites de la mielina. La mielina, como hemos consignado, se interrumpe al nivel de las estrangulaciones de Ranvier; pero dicha interrupción no tiene lugar por el disco de la estrangulación, como suponen los autores, sino que se interrumpe mucho antes de llegar a él, gracias a la existencia de unas cámaras que nosotros hemos observado en las fibras nerviosas de *Scorpæna*. Estas cámaras, que con el método de Achúcarro, aparecen claramente, están colocadas de tal manera, que quedan divididas por el anillo de Ranvier, así como por el cilindro-eje en cuatro porciones simétricas, arriba y abajo del plano trazado por el anillo de Ranvier, y a la derecha e izquierda del axon (fig. 24, A, B, C, D); las paredes superior e inferior son cóncavas y están formadas por la mielina, mientras que las laterales están constituídas por la envoltura tubular; ya hemos

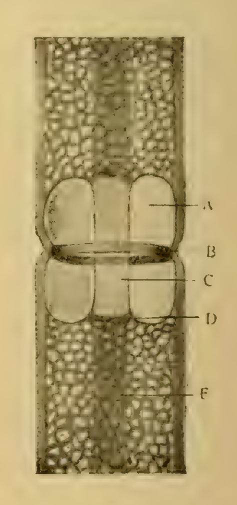


FIGURA 24

Cámara plasmática de una estrangulación de Ranvier en donde se aloja la substancia argentófila. A, espacio plasmático; B, anillo de Ranvier; C, cilindro-eje. E, red de neuroqueratina. Método de Achúcarro (*Scorpæna*).

consignado en otra parte de este trabajo nuestra sospecha de que las vacuolas que han observado Nemiloff (1908), Besta (1912) y Nageotte (1910), al nivel de las estrangulaciones de Ranvier, sean imágenes incompletas de nuestras cámaras.

Las cisuras de Schmidt-Lantermann

Las opiniones de los histólogos se encuentran muy divididas al tratar de la significación y morfología de las cisuras de Lantermann *(Die Lantermannchen Einkerbungen* de Nemiloff); pero todas ellas pueden agruparse, como hace Lenhossek (1897), del modo siguiente:

A) Las cisuras de Lantermann son productos artificiales, y pueden ser: o simples cortaduras o desigualdades de la envoltura mielínica, cuando ésta se corta, o pliegues de la membrana de Schwann. Esta opinión es compartida por Rawitz, Kölliker, Fürst y otros.

B) Las cisuras de Lantermann son formaciones preformadas, o, por lo menos, son productos artificiales que están fundamentalmente preformados, en ciertas condiciones morfológicas del forro mielínico. De este dictamen participan Lantermann, Boll, Rumpff, Rezzonico, Golgi, Ramón y Cajal, Ceni, Mondino Cathanni, Pelizzi, Firelli, Marenghi y Villa, Pertik, Johanssen, Ranvier, Kuhnt, Boveri, Jacobi, Koch, Schiefferdecker, etc.

Entre las modernas opiniones formuladas sobre las cisuras, citaremos las siguientes: para Flatau (1892), las cisuras de Schmidt-Lantermann son productos artificiales que se originan tan sólo *post mortem,* no correspondiendo a ninguna formación preformada del tubo nervioso; Wynn (1900), cree que se trata sencillamente de ciertas grietas u oquedades de la mielina, que

aparecen entre los infundíbulos; Kaplan (1902) supone las cisuras constituídas por una substancia particular situada entre los infundíbulos, la *Zwischentrichtersubstanz;* según opina Strähuber (1903), la substancia que se infiltra en las oquedades, entre los segmentos de Lantermann, sería del cilindro-eje; Michotte (1904) afirma que en las cisuras reside una substancia particular capaz de impregnarse con las sales de plata; Chio (1904) se inclina a creer que las cisuras de Lantermann son productos artificiales; Capparelli (1905) opina que estamos aquí en presencia de auténticas membranas, las cuales están colocadas oblicuamente en relación al axon; Schiefferdecker (1906) da como probable que las cisuras de Lantermann sirvan para el paso de determinados productos de secreción; Nemiloff (1908) dice lo siguiente refiriéndose a las cisuras de Lantermann: «mis observaciones me obligan a aplaudir la segunda (la indicada con la letra B en nuestro trabajo) de las dos opiniones formuladas, y de tomar las cisuras de Lantermann, a la vez que por productos artificiales, por tales, que corresponden a formaciones preformadas, completamente determinadas en la mielina de las fibras nerviosas.» Nageotte (1910) admite una membrana en las cisuras, que contiene una serie de filamentos y un conjunto de granulaciones especiales; Cajal (1912), refiriéndose a las cisuras de Lantermann, considera los siguientes elementos: *a)* una *membrana* o capa atrayente de las sales argénticas; *b)* las tiras o refuerzos de las mismas; *c)* *dos cavidades* limitantes, más o menos virtuales, infundibuliformes, en donde pueden depositarse precipitados; *d)* y finalmente el *aparato de Rezzonico;* más tarde, Cajal (1913-14) insiste sobre lo formulado anteriormente sobre las cisuras de Lantermann.

Las mejores preparaciones que de tales formaciones hemos obtenido, las hemos logrado con el método de Achúcarro, que revela, con gran claridad, la existencia de unas cámaras—cámaras plasmáticas vaginales de Cajal—que se hinchan notablemente en determinadas condiciones, comprimiendo el segmento inter-

mediario; es decir, aplicándose contra los aparatos infundibulares por una parte, y por otra, contra la membrana de Schwann, de tal manera, que dan el aspecto, dichas formaciones, de una serie de bolsas simétricamente colocadas a un lado y otro del cilindro-eje (fig. 25).

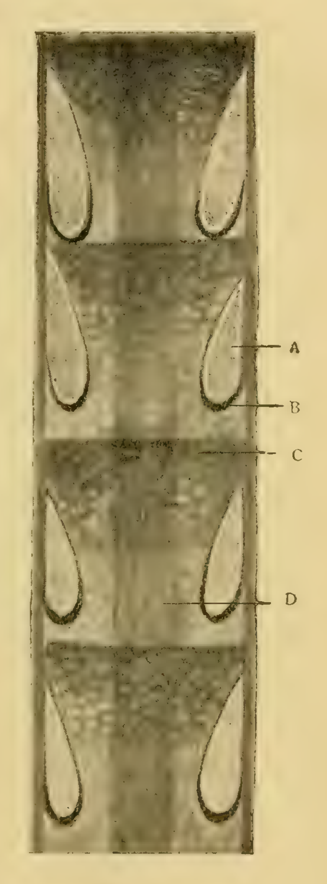


FIGURA 25

Cisuras de Schmidt-Lantermann impregnadas con el método de Achúcarro, fuertemente dilatadas por el reactivo fijador. A, cámara de la cisura; B, pared de la misma; C, embudo; D, cilindro-eje. *Cyprinus auratus*. Obj. 2 mm., oc. 18. × 1700

Las cisuras de Lantermann deben ser de análoga naturaleza que las cámaras plasmáticas de que nos hemos ocupado, y que hemos estudiado en las estrangulaciones de Ranvier, como lo prueba el hecho de aparecer aquéllas correctamente impregnadas, precisamente cuando éstas se muestran con notoria claridad; por otra parte, su refringencia, el grado de coloración y su constitución, permiten por completo homologar ambas formaciones, pudiendo suponer que las cámaras plasmáticas de las estrangulaciones son como dos cisuras de Lantermann que, por no existir cono intermedio en dicha región, se han soldado, constituyendo una formación común.

Las cisuras de Lantermann en las fibras de los peces, son más acortadas que en los tubos nerviosos de los mamíferos, en relación, sin duda, con los aparatos infundibulares de los cuales dependen en cierto modo.

Respecto a su naturaleza, creo con Wynn que están constituídas únicamente por una cavidad colocada entre el infundíbulo y la membrana de Schwann, y que sus paredes están constituídas por la mielina—que tapiza el infundíbulo y la envoltura de Schwann—, siquiera ésta se encuentre

algo modificada, como lo prueba el hecho de atraer más selectivamente la plata (método de Achúcarro), que el resto del forro de mielina (fig. 25); el aparecer dichas cisuras con métodos diversos de impregnación, nos inclinan a suponerlas como formaciones preformadas de los tubos nerviosos.

Los aparatos infundibulares

Los infundíbulos—*Trichter* de Nemiloff—son unos aparatos sumamente complejos, incluídos en la mielina y situados entre las cisuras de Schmidt-Lantermann, rodeando al cilindro-eje.

En la figura 24 hemos representado diversos detalles de tan singulares formaciones, procedentes de preparaciones obtenidas en los tubos nerviosos de los peces con el método del urano-formol de Cajal, y formol-piridina-manganeso, del mismo autor.

Están formados por un tronco de cono cuya base mayor llega a tocar o está muy cerca de la envoltura de Schwann, y cuya base menor se dirige en sentido contrario.

Unas veces, los infundíbulos están orientados siguiendo la misma dirección; en este caso, las bases mayores o menores del tronco de cono están dirigidas hacia arriba o hacia abajo del tubo nervioso, como acontece en los comprendidos entre C y D del tubo I; otras veces, en cambio, los infundíbulos están orientados en sentido contrario, tal como aparece con los representados en la parte superior del tubo I.

En la figura 26 hemos dibujado tres tubos en donde aparecen los citados aparatos mostrando diversos detalles estructurales; los I y II proceden de preparaciones realizadas con el método de la piridina de Cajal, mientras que en el III hemos agrupado diversas imágenes procedentes, en su mayoría, de tubos nerviosos impregnados con el método del urano-formol.

Nuestras investigaciones en las fibras nerviosas de los peces, revelan que dichos aparatos exhiben una estructura mucho más complicada que la generalmente descrita por los autores; están integrados por las partes siguientes: *a)* la membrana exterior;

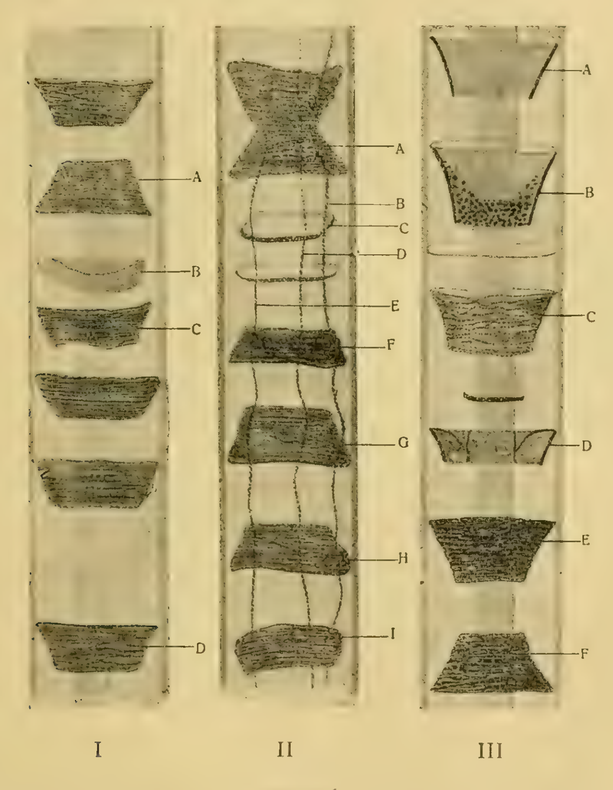


FIGURA 26

Diversos detalles de los aparatos infundibulares de los tubos nerviosos de los peces (*Cyprinus auratus*). Método al urano formol de Cajal y formol piridina del mismo autor. Obj. 2 mm., oc. 18. × 1700

b) el hilo de Rezzonico; *c)* la substancia plasmática fundamental; *d)* la membrana interior periaxónica.

La *membrana* exterior de los infundíbulos aparece correctamente impregnada en negro o pardo obscuro con el método de Cajal, al urano, destacando enérgicamente de la substancia plas-

mática interior tal como hemos representado en el infundíbulo A del tubo III.

El *hilo de Rezzonico*, en vez de un hilo espiral de pocas vueltas, como describen los histólogos italianos, forma un complicacado ovillo cuyas vueltas se entrecruzan, estando los hilos, como han observado Nageotte y Cajal (1912), en su mayoría dispuestos transversalmente; estos hilos parecen constituídos por una serie de granulaciones, incluídas en una substancia particular, al modo de la cromatina de los cromosomas según se ha dibujado en C (tubo III). La *substancia plasmática especial*, en donde se aloja el hilo de Rezzonico, es muy ávida de la plata, y su naturaleza debe ser completamente extraña a la mielina, ya que se impregna en condiciones distintas con los métodos aludidos; en ella se sorprenden ciertas granulaciones (en armonía con las observaciones de Nageotte), dispuestas, sobre todo, hacia la base menor del infundíbulo, de tal manera, que visto éste con poco aumento, parece estar formado por dos estratos, uno superior claro y otro inferior impregnado en rojo obscuro, tal como se ve en B del tubo III. La *chapa o cilindro* que rodea al axon es sumamente delgada y aparece en algunos infundíbulos correctamente impregnada en negro, como hemos representado en D del tubo III.

Como detalle curioso consignaremos la soldadura de dos aparatos infundibulares, por sus bases menores, tal como el representado en A, del tubo II, ofreciendo el conjunto el aspecto de un carrete.

Según afirma Nemiloff (1908), los septos del protoplasma de la célula de Schwann, no son del mismo espesor, sino que algunos de ellos son delgados y otros gruesos; los septos más espesos están dirigidos oblicuamente al cilindro-eje, se dividen varias veces anastomosándose, y forman alrededor del axon embudos que están, además, unidos con todas las porciones de la masa esponjosa. Si la mielina se extrae con poco cuidado—dice Nemiloff—, por ejemplo, cuando se tratan las fibras con el líquido de Müller, coloreando con hematoxilina y solución fisiológica de *Blutlau-*

gensalz o nigrosina, algunas veces también con el tratamiento del procedimiento argéntico de Ramón y Cajal, quedan del armazón débil esponjoso de la membrana medular, tan sólo los mencionados septos toscos, con sus ramificaciones en forma de embu-

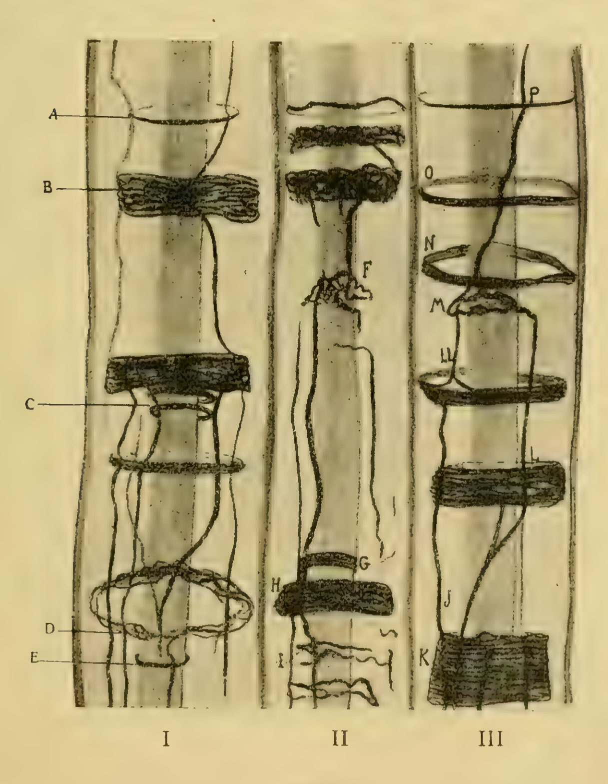


FIGURA 27

Infundíbulos, anillos y trabéculas principales del aparato de sostén impregnados simultáneamente. A, C, E y P, diversos tipos de anillos; B, H y K, aparatos infundibulares; F, reliquias de infundíbulo; O, N y LL, anillos de tipo fibrilar. *Cyprinus auratus*. Urano formol de Cajal. Obj. 2 mm., oc. 18. × 1700

dos o conos huecos, por lo cual se originan formaciones que han sido descritas por varios autores con la designación de embudos intermedios *(Zwischenkegel)*.

Nosotros no podemos aceptar, en modo alguno, estas supo-

siciones de Nemiloff, por las siguientes razones: en primer lugar, en nuestras preparaciones de la célula de Schwann, no se ven nunca prolongaciones que dibujen correctamente infundíbulos; además, los embudos deben ser de naturaleza distinta a la célula conjuntiva, como lo demuestra el hecho de impregnarse aquéllos correctamente por métodos que no muestran ninguna selección por la célula de Schwann (piridina-manganeso de Cajal). Por otra parte, puede ponérsele a Nemiloff la siguiente objeción de gran peso: si los infundíbulos están constituídos por tractus oblicuos de la célula de Schwann, ¿por qué razón existen en los tubos nerviosos de los mamíferos, siendo así, que la célula de Schwann es completamente superficial y se halla colocada *únicamente en la zona externa de la mielina?*

Ahora bien: si nosotros no aceptamos la formación de los infundíbulos por prolongaciones oblicuas de la célula de Schwann, eso no quiere decir que no consideremos que ambas formaciones se relacionan, así como con las cisuras de Lantermann y cilindro-eje, por ser todas estas cosas, partes que constituyen un todo complicado: el tubo nervioso.

Los aparatos infundibulares se relacionan con el axon, por establecer éste el límite interno de aquéllos; en efecto, según hemos consignado más atrás, entre el cilindro-eje y el cono intermediario, parece existir cierto cemento que aisla ambas formaciones, el cual aparece con cierta inconstancia en tal cual tubo nervioso.

También los infundíbulos mantienen relaciones con el armazón protoplásmico de la célula de Schwann, y, por consiguiente, con ésta, como puede verse en la figura 27, copia de una preparación que muestra ambos detalles. En dicha figura, en el tubo I, en su parte superior, se ve un anillo A enérgicamente impregnado, el cual está en contacto con dos trabéculas, de las cuales, una, la de la derecha, parece penetrar en el espesor del infundíbulo B, mientras que la otra pasa tangente al mismo. En dicho tubo nervioso, impregnado con el método del urano-formol de

Cajal, se ven en C dos anillos asociados en pareja y colocados muy cerca del infundíbulo.

Un detalle que se ve en la misma figura, es los distintos aspectos que muestran los embudos dibujados en la parte superior del tubo B, en comparación con el aspecto ordinario que hemos descrito anteriormente; en ellos se ve el hilo de Rezzonico roto, dando al conjunto un aspecto algodonoso característico.

También queremos hacer constar el tránsito que parece existir entre los embudos y las fajas fibrosas que de vez en cuando se observan entre ellos, las cuales fajas es muy posible que representen reliquias de infundíbulos, como parece desprenderse al observar las situadas en la parte superior del tubo III, en O, N y LL, las cuales van decreciendo de anchura a medida que están situadas en las regiones superiores de la fibra nerviosa. Nemiloff (1908) también considera los anillos que ha visto en las fibras nerviosas de *Lota vulgaris* como infundíbulos deformados; este autor ha sorprendido, con el método de Cajal, embudos cuyas paredes exhiben oquedades.

Como resumen a todo lo consignado, diremos que el infundíbulo es un aparato sumamente complicado e independiente de toda otra formación del tubo nervioso, y sobre cuya función es muy difícil pronunciarse; teniendo en cuenta las mutaciones que se observan en ellos, creemos que no sería opinión muy desacertada el considerarlos como aparatos que elaborasen ciertas substancias necesarias para la nutrición y crecimiento del tubo nervioso, papel más en armonía con los hechos observados, que la función asignada, atribuyéndoles una misión mecánica en la fibra nerviosa.

QUINTA PARTE

La estructura de los tubos y las doctrinas histológicas.

Aparte de los factores componentes del tubo nervioso, más atrás estudiados, es necesario considerar uno nuevo de la mayor importancia, desde el punto de vista fisiológico: me refiero al cilindro-eje o expansión de la célula nerviosa, al cual están acopladas, constituyendo una simbiosis las células conjuntivas o células de Schwann.

A despecho de los errores y del escaso conocimiento que de las fibras nerviosas medulares se tenía en tiempos de Ranvier, sorprende la intuición de este sabio, al considerar cada segmento interanular, incluído el cilindro-eje, como vasta unidad fisiológica, porque, en efecto, dicha interpretación es la que hoy se les asigna por la mayoría de los investigadores, después de estudiadas las fibras desde el doble punto de vista histológico y embriológico.

Según opinión de Nemiloff, el cilindro-eje de los tubos nerviosos de los peces corre de un segmento a otro sin cambiar de forma; las neurofibrillas, ordinariamente van de un lado a otro sin estar paralelas, pero sí torcidas en forma ondulada, penetrando algunas veces el ramillete de fibrillas en el seno del axon, y surgiendo de nuevo, a poco trecho, en la superficie del mismo. Los investigaciones de Nemiloff, con el método de Cajal al ni-

trato de plata reducido, revelan claramente las estrías de Fromann, aunque Nemiloff no da ningún detalle nuevo, en comparación con los que han suministrado Joseph (1868), Jakimowitsch (1871), Owsjannikoff (1891), A. Fischel (1893), Rabl (1893), Cajal (1897), etc.

Consigno estos detalles porque discrepan de los observados en los mamíferos, ya que, según Cajal y otros histólogos, el axon, al llegar a la estrangulación, se estrecha considerablemente y sus neurofibrillas constituyen un sistema reticulado.

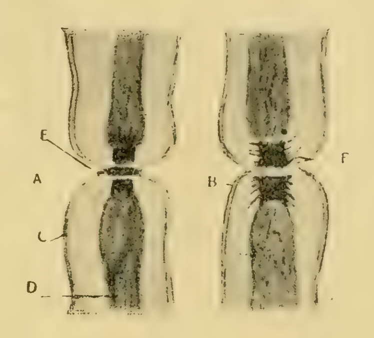


FIGURA 28

Detalles de las estrangulaciones de Ranvier de dos tubos nerviosos del conejo tratados con el método piridina manganeso; B y C, membrana; E, disco de soldadura; F, brazaletes de Nageotte (según Cajal).

Como detalle curioso, descubierto por Nageotte, y comprobado por Cajal (1912), citaremos la presencia de un brazalete en torno del axon, en las cercanías de la estrangulación (fig. 28).

Según la doctrina que *a priori* profesen los histólogos, así se explican, de un modo o de otro, la formación y constitución de los tubos nerviosos; dichas doctrinas son dos: la doctrina de las neuronas de Cajal, y la catenaria de Bethe.

Según la primera, el cilindro-eje es una formación extraña a la célula conjuntiva, y su origen es distinto; según los partidarios de la segunda, las células conjuntivas se originan primero y dan lugar al cilindro-eje, el cual se constituye por una diferenciación ulterior; para los primeros, las células conjuntivas están aisladas unas de otras, y cada segmento interanular constituye una unidad fisiológica; para los segundos, dicha separación no existe, y todas las células se hallan en continuidad, constituyendo un simplasto (fig. 29).

Las investigaciones más modernas sobre la estructura y gé-

nesis de las fibras nerviosas, comprueban la primera de las doctrinas enunciadas. En primer lugar, según resulta de las investigaciones de Nemiloff (1908) y Cajal (1912), la célula de Schwann se interrumpe en las estrangulaciones de Ranvier, por manera que aunque la envoltura de Schwann se continúe de un segmento a otro, la unidad fisiológica de que nos habla Ranvier queda perfectamente establecida. Y no sólo se interrumpe la célula de Schwann, sino también algunas de sus formaciones, singularmente la mielina, gracias a la existencia de las cámaras de las estrangulaciones que hemos estudiado.

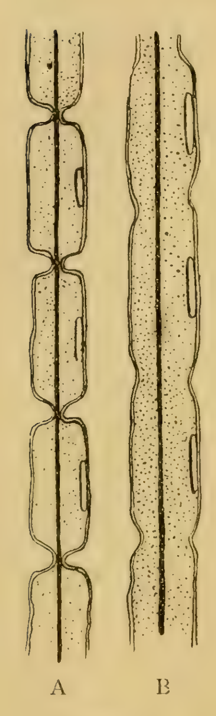


FIGURA 29

Esquema destinado a mostrar las diversas concepciones sobre la disposición de las células de Schwann en los tubos nerviosos. A, según la doctrina de las neuronas de Cajal; B, según la hipótesis catenaria

Por otra parte, las investigaciones embriológicas parecen confirmar los hechos apuntados. Según Kolster (1899), las células de Schwann descienden del mesodermo, y no son de naturaleza nerviosa; Kappers (1903) las asigna un papel importante en la constitución de la mielina, fundándose principalmente en la presencia de gotas en el protoplasma de estas células, y de la disminución del protoplasma a medida que la mielina se desarrolla; Kölliker y Raffaele (1900) observaron la carioquinesis en las células de Schwann, y pudieron notar dichos sabios que, al crecer a lo largo las fibras nerviosas, se hace, tanto por alargamiento del axon, como por separación de las células conjuntivas (células anexiales de Prenant); Vignal vió también (1889) cómo las células conjuntivas se aplican, en un período embrionario, al axon, y cómo después avanzan, de un lado y otro, segregando el forro grasoso, y dando lugar a la envoltura tubular (fig. 30). Nemiloff (1908), refiriéndose a esta cuestión, dice lo siguiente: las ideas de Vignal sobre el papel

de las células de Schwann en la constitución de la mielina, me parecen más que probables; en el crecimiento, en sentido longitudinal, de las fibras nerviosas, se dividen visiblemente las células de Schwann, produciendo el protoplasma de las células hijas, la mielina necesaria para el engrandecimiento de la fibra; a menudo se puede observar — dice Nemiloff—que estas células se hallan desigualmente separadas unas de otras; las células que se encuentran próximas, hacen la impresión de elementos que se han desunido.

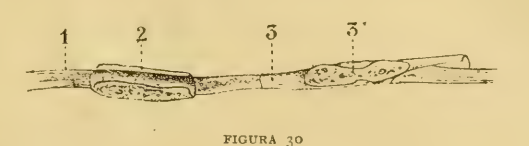


FIGURA 30

Manera cómo las células conjuntivas se aplican al axon 1, axon; 2 y 3, células de Schwann; 3', núcleo de una de dichas células (según Vignal).

Por todas estas razones, Nemiloff compara las células de Schwann con las células adiposas que dicho autor ha observado (1904) en *Acipenser* (1).

En una obra (2) de Cajal (1913) también he visto consignado que, al cuarto día de seccionar los nervios, empiezan las particiones de la célula conjuntiva, efectuándose la multiplicación nuclear por mitosis, siendo muy corrientes las fases de ovillo, estrella madre, placa ecuatorial y estrellas hijas; parecidos hechos han sido observados por Büngner, Wietting, Ballauce, Bethe, Perroncito, Zalla, Nageotte, etc. (citados por Cajal), dato de interés, por demostrarnos la analogía de partición de la célula de Schwann, tanto en su estado normal, como patológico. Otras muchas razones que apoyan esta teoría, pueden verse en la obra de Cajal a que hemos aludido.

(1) NEMILOFF: *Zur Frage über den Bau der Fettzellen bei Acipenser ruthenus.* Anat. Anz. Bd. VI.

(2) RAMÓN Y CAJAL: *Estudios sobre la degeneración y regeneración del sistema nervioso.* Tomo 1.°, Moya; Madrid, 1913.

CONCLUSIONES

1.ª Los tubos nerviosos de los peces son de distinta naturaleza, según el nervio de donde procedan; los obtenidos de la línea lateral se colorean con el ácido ósmico enérgicamente, mientras que en los raquídeos no se observa dicha reacción; dichas fibras son de mayor grosor que las de los mamíferos.

2.ª Los tubos exhiben una fuerte envoltura de Schwann, la cual no se interrumpe en las estrangulaciones de Ranvier, sino que se continúa de un segmento a otra; recubriendo a esta envoltura se halla la túnica conectiva.

3.ª La envoltura de Schwann no está fuertemente sujeta a la mielina, pues, en ocasiones, debido a los fenómenos osmóticos que se realizan en los tubos, a consecuencia de las operaciones técnicas, se separan perfectamente ambas formaciones.

4.ª Las estrangulaciones de Ranvier no están constituídas por un disco, sino simplemente por un anillo, el cual depende de la envoltura de Schwann.

5.ª Entre los tubos se hallan gruesas fibras conjuntivas serpenteantes, las cuales deben prestar gran trabazón a los nervios; estas fibras muestran una estructura claramente granulosa.

6.ª La célula de Schwann, de acuerdo con Nemiloff, invade todo el forro de mielina y se extiende constituyendo tres estratos diferentes: el superficial, de gruesas bandas protoplásmicas que corren inmediatamente debajo de la envoltura de Schwann; el intermedio, formado de pequeños tractus oblicuamente dirigidos

en relación al axon, y la zona más inferior, cuyas trabéculas protoplásmicas mantienen estrechas relaciones con el cilindro-eje.

7.ª En la célula de Schwann reside un esqueleto o armazón protoplásmico, formado de trabéculas consistentes, que se extienden por todas las ramificaciones de la célula conjuntiva, de tal manera, que en él cabe distinguir los mismos estratos que en aquélla.

8.ª Dicho aparato está constituído por tres elementos: trabéculas, anillos y glomérulos; las primeras están tanto más desarrolladas cuanto mayor sea la prolongación protoplásmica en que residan; los anillos residen en las bandas o cintas transversales de la célula de Schwann, a los que sirven de soporte y establecen la unión con muchas trabéculas que corren tangentes a ellos; los glomérulos son de tres especies: de *paso* o que establecen la unión entre trabéculas secundarias o entre una principal y una secundaria; *suspendidos* o situados en una trabécula transversal de la cual penden, al modo de un nido de ave situado en el ramaje; *terminales* o formados por el apelotonamiento de una trabécula en su extremo distal.

9.ª Dicho aparato atraviesa las estrangulaciones de Ranvier.

10. La célula de Schwann, de los peces, exhibe un aparato de Golgi, que se diferencia del descrito en los tubos nerviosos de los mamíferos, por ser más recogido, y no presentar prolongaciones, a un lado y otro del núcleo, tal como se observa en el mismo aparato de las fibras nerviosas de los mamíferos.

11. En la célula de Schwann residen abundantes mitocondrias, dispuestas en hilos o en acúmulos, y situadas, tanto en la placa protoplásmica como en sus prolongaciones, según revela el método de Achúcarro.

12. La mielina está dispuesta en torno al cilindro-eje y se halla atravesada por la célula de Schwann; en ella no hemos observado mitocondrias, por lo cual no podemos aceptar las ideas de Nageotte sobre el particular.

13. En la mielina reside la red de neuroqueratina, la cual no

se continúa con las prolongaciones de la célula de Schwann, como afirma Nemiloff; dicha red parece una disposición preformada del tubo nervioso.

14. La mielina se interrumpe en las estrangulaciones de Ranvier, gracias a unas cámaras especiales divididas simétricamente por el anillo de Ranvier y por el axon en cuatro porciones: superior e inferior, en relación al anillo, y derecha e izquierda en relación al axón.

15. Consideramos las cisuras de Lantermann como oquedades de la mielina, y son formaciones situadas entre el infundíbulo y la membrana de Schwann; no parecen representar artefactos de los reactivos, ya que se impregnan constantemente con diversos métodos.

16. Los infundíbulos son aparatos sumamente complicados y están constituídos: por una membrana exterior, por una substancia fundamental con granulaciones, por el hilo de Rezzonico, que reside en aquélla, y, finalmente, por cierto cemento que aisla dichas formaciones del axón.

(Laboratorio de Histología del Museo Nacional de Ciencias Naturale de Madrid.)

BIBLIOGRAFÍA [1]

ACHÚCARRO, N.—Nuevo método para el estudio de la neuroglia y del tejido conjuntivo. «Bol. de la Socied. Española de Biología». Tomo I, 1911.

BESTA, C.—Sulla struttura della guaina mielinica. «Revista di Patologia nervosa e mentale». Tomo XVII. 1912.

BETHE, A.—Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, 1903.

BOLTON, J.—On the nature of the Weigert-Pal Methode. «Jour. Anat. and Phys. norm. and path.». Tomo V, 1912.

BOVERI, Th.—Beiträge zur Kenntnis der Nervenfasern. Ak. d. Wissen., Bd. XV, 1885.

CAJAL, S. R.—El sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Moya. Madrid, 1897.

— Fórmula de fijación para la demostración fácil del aparato reticular de Golgi, y apuntes sobre la disposición de dicho aparato en la retina, en los nervios y algunos estados patológicos. Trab. del Lab. de Invest. biológ., 1912.

— El aparato endocelular de Golgi de la célula de Schwann, y algunas observaciones sobre la estructura de los tubos nerviosos. Idem.

— Estudios sobre la degeneración y regeneración del sistema nervioso. Tomo I. Madrid, 1913.

CAPPARELLI, A.—Über die feinere Struktur der doppelt Konturierten Nervenfasern. Arch. f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. 66, 1905.

CATANNI, J.—L'appareil de soutien de la myéline dans les fibres nerveuses peripheriques. Arch. Ital. de Biolog. Tomo VII, 1886.

CHIO, M.—Sur quelques particularités de structure de la fibre nerveuse myélinique soumise à l'action de l'acide osmique. Arch. Ital. de Biolog., 1904.

CORNING, H. K.—Über die Farbung des «Neurokeratinnetzes» in den

(1) En la presente lista no incluímos muchas monografías que hacen referencia a la Histología patológica o a la fisiología de los tubos nerviosos, por no ofrecer un interés inmediato para nosotros dichas publicaciones.

markhaltigen fasern der peripheren Nerven. Anat. Andz. Bd. XVII.
DOINIKOW.—Beiträge zur Histologie und Histopathologie des peripheren Nerven. Histol. und Histopathol. Arbeiten. Bd. IV, 1911.
ERNST, P.—Der Radspeichenbau der Markscheide des Nerven. Fertschrift für G. E. von Rindfleisch, herausgeg. von M. Borst. Leipzig, 1907.
FISCHEL, A.—Zur Lehre von der Wirkung des Silbernitrats auf die Elemente des Nervensystems. Arch. für mikrosk. Anatomie. Bd. XXXII, 1893.
FLATAU, E.—Citado por Nemiloff.
FROMANN, C.—Zur Silberfärbung der Achsenzylinder. Virch. Arch. Bd. 31, 1864.
FUCHS, H.—Bemerkungen über den Bau der Markscheide an Wirbeltiernerven, mit 3 Abildungen. Anat. Anz. Bd. XXX, 1907.
FÜRST.—Ein Beitrag zur Kenntnis der markhaltigen Nervenfasern. Morphologischen Arbeiten v. G. Schwalbe. Bd. VI.
GEDOELST, L.—Etude sur la constitution cellulaire de la fibre nerveuse. La Cellule T. 3, 1886.
GOLGI, C.—Sulla struttura delle fibre nervose midollate periferiche e centrali. Archivio per le Scienze mediche. Bl. IV, 1880.—Ueber der Bau der Nervenfaserns des Ruckenmarks: Golgis Untersuchungen über die fei nere Bau des zentralen und peripherischen Nervensystems. Iena, 1899.
GOROWITZ, Al.—Zur Frage der Markscheidenstruktur der peripheren Nerven. Centralblatt für Allgem. Pathologie und pathol. Anatomie. Bd. XVIII, 1907.
GURWITSCH, A.—Die Histogenese der Schwannschen Scheide. Arch. Anat. und Phys., 1900.
HATAI, S.—The Neurokeratin in the medullary sheaths of the periphera[nerves of mammals. Jour. Comp. Neurol. Vol. 13, 1903.
JAKIMOWITSCH, S.—Sur la structure du cylindre-axe et des cellules nerveuses. Jour. de l'Anat. et la Pysiolog. norm. et pathol., 1888.
JOHANSSON, J.—Die Ringbänder der Nervenfasern. Arch. für Anat. und Physiol., 1892.
JOSEPH, M.—Über einige Bestandteile der peripherischen markhaltigen Nervenfasern. Akad der Wissen. zu Berlin, 1888.
KAPLAN, L.—Nervenfärbungen (Neurokeratin, Markscheide, Achsenzylinder). Ein Beitrag sur Kenntnis des Nervensystems. Arch. Psych. und Nervekr. Bd. 35, Berlin.
KAPPERS, C.—Recherches sur le développement des gaines dans le tube nerveux. Petrus Camper.
KOCH, K.—Über die Marksegmente der doppelkonturierten Nervenfasern und deren Kittsubstanz, 1879.
KOLSTER, R.—Beiträge zur Kenntnis der Histogenese der peripheren Nerven nebst Bemerkungen über die Regeneration derselben nach Verletzunger. Beitr. path. Anat. und Allg. Pathol. Bd. 26, 1899.

Kölliker, A.—Gegen die Enstehung von Nervenfasern aus Zellenstrangen. Anat. Anz. Bd. 18.

Kühnt. — Die peripherischen markhaltigen Nervenfasern. Arch. für mikrosk. Anat. Vol. XIII, 1876.

Lantermann.—Über den feineren Bau der markhaltigen Nervenfasern Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XIII, 1877.

Lenhossek, M.—Nervensystem Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. VII, 1897.

Marenghi y Villa.—Intorno ad alcune particularità di struttura delle fibre nervose midollate. «La Riforma Medica», vol. II, núm. 99.

Michotte, A.—La fibre nerveuse et sa bifurcation dans les ganglions. Le Neuraxe. Vol. VI, 1904.

Mondino.—Sulla struttura delle fibre nervose peripheriche. Archivio per le Scienze mediche. Vol. VIII, núm. 2.

Nageotte, J.—Incisures de Schmidt-Lantermann et protoplasme des cellules de Schwann. Compt. rend. des séances de la Société de Biolog. Vol. XLVIII, 1910.

— Sur une nouvelle formation de la gaine de myeline; le double brazalet épineux de l'étranglement annulaire. Compt. rend. de l'Acad. de Sciences, 1910.

— Betrachtungen über den fatsächlichen Bau und die Künstlich hervorgerufenen Deformationen der markhaltigen Nervenfaser. Archiv. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 77, 1911.

— Notice sur les travaux scientifiques de M. J. Nageotte. Paris, 1911.

— Les étranglements de Ranvier et les espaces interannulaires des fibres nerveuses à myeline. Compt. rend. de l'Association des anatomistes, 1912.

— Quelques considérations sur la fibre nerveuse a myéline, à propos du travail de F. Macabruni. Folia Neuro-biologico, 1913.

Nemiloff, A.—Einige Beobachtungen ueber der Bau der Nervengewebes bei Ganoiden, etc. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. LXXII, 1908.

— Ueber die Beziehung der sog. Zellen der «Schwannche Scheiden» zum Myelin in der Nervenfaserns von Saugetieren. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. LXXVI, 1910-1911.

Owsjannikow, Ph.—Zur Struktur der Nervenfasern. Mélanges biologiques tirés du «Bulletin de l'acad. imp. de scien. de Petrograde». Tomo XIII, 1891.

Pertik, O.—Untersuchungen über Nervenfasern, Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XIX, 1881.

Rabl, H.—Über geschichtete Nierderschläge bei Behandlung der gewebe mit argentum nitricum. A. Siltz Ak. de Wissen. Wien, 1893.

Raffaele, F.—Per la genesi dei nervi da catene cellulaire. Anat. And. Bd. 18.

Ranvier, L.—Traité technique d'Histologie. 1889.

Reichf, F.—Ueber eine neue Granulation in den Nervenzellen. Pysiolog. Ges. Berlin, 1902.

— Zur feineren Anatomie der Nervenzellen. Berlin, 1903.

— Über den zelligen aufbau der Nervenfaser auf Grund mikrohistioklinischer untersuchungen. Jour. of. Psychol. und Neurol. Bd. 8.

Retzius, G.—Pukfsubstanz Nervöses Grau und Neuronenlehre Biolog. Untersuchung. N. F. Bd. 12, 1905.

Rezzonico.—Sulla struttura delle fibre nervose del midollo spinale. Arch. per le scienze mediche, 1881.

Sala, G.—Contribution à la connaïssance de la structure des nerfs peripheriques. Arch. ital. de Biolog. Tomo XXIV, 1895.

— Beitrag zur Kenntnis der markhaltigen Nervenfasern. Anat. And. Bd. XVIII, 1900.

Sánchez, M.—Sobre la existencia de un aparato especial en los tubos nerviosos de los peces. «Bol. de la Real Sociedad Española de Historia Natural». Noviembre, 1916.

Schiefferdecker, P.—Beiträge zur Kenntnis des Baues der Nervenfasern. Arch. für mikrosk. Anatomie. Bd. 30, 1887.

— Über das Verhalten der Fibrillen des Achsenzylinders an den Ranvierchen Einschnürungen der Markheltingen Nervenfasern. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. LXVII, 1916.

Segall. — Anneaux intercalaires des tubes nerveux. Compt. Rend. de l'Acad. de Scienc. 1892.

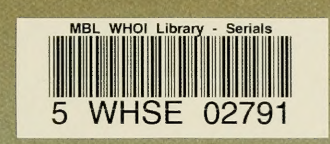
— Sur les anneaux intercalaires des tubes nerveux. Journal de l'Anat. et de la Physiolog. Tomo XXIX, 1882.

Simarro, L.—Nuevo método histológico de impregnación por las sales fotográficas de plata. Revista trimestral micrográfica. T. V. 1900.

Spuler, A.—Über den Bau der Markscheider der Wirbeltiernerven. Sitzungsberichte der Physikal.-med. Soc. zu Erlangen, Heft 34, 1902.

Wignal, W.—Développement des éléments du Système nerveux cérébrospinal. Paris, 1889.

Wynn, W. H.—The minute Structure of the Medullary Streath of Nervefibres. Jour. Anat. and Physiol. Vol. 34.


MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02791

